PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

37. BAND, 1. HEFT

MIT 54 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 25. JUNI 1949)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1949

Planta (Berl.)

Preis DMark 22.—

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der **Kongreßsprachen,** sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 32 20 70

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 24 40.

---

37. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 1. Heft

Seite

Drawert, Horst, Beiträge zur Stimulation des Pflanzenwachstums. II. Mitteilung. Der Einfluß von Heteroauxin auf die Samenkeimung. Mit 2 Textabbildungen 1

Berger-Landefeldt, Ulrich, Über den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden. 6

Harder, Richard, und Gertrud Gümmer, Über die Blütenbildung von *Kalanchoë Blossfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkel-Rhythmen. Mit 17 Textabbildungen. 12

Hoffmann, Curt, Über die Durchlässigkeit dünner Sandschichten für Licht. Mit 1 Textabbildung 48

Brabec, Franz, Zytologische Untersuchungen an den Burdonen *Solanum nigrum lycopersicum.* Mit 7 Textabbildungen 57

Pfeiffer, Hans H., Polarisationsmikroskopische Untersuchungen an pflanzlichen Spermatozoiden 96

Stahl, Marianne, Die Mycorrhiza der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung der thallosen Formen. Mit 27 Textabbildungen 103

Planta, Bd. 37, S. 1—5 (1949).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.

BEITRÄGE ZUR STIMULATION DES PFLANZENWACHSTUMS.

II. Mitteilung.

DER EINFLUSS VON HETEROAUXIN AUF DIE SAMENKEIMUNG.

Von

HORST DRAWERT.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. November 1948.)

Bei der Untersuchung des Einflusses von Digitalisextrakt auf die Keimung der Früchte von *Cichorium Endivia* (DRAWERT, 1948) unternahm ich Parallelversuche mit β-Indolylessigsäure, um zu prüfen, ob in der Wirkung beider Stoffe irgendwelche Übereinstimmungen beständen. Nach den Angaben von AMLONG und NAUNDORF (1937, 1938 a, b, 1939) und THIMANN und LANE (1938) soll das Einquellen von Samen in Lösungen bestimmter Konzentrationen von β-Indolylessigsäure, β-Indolylessigsaurem Kalium, „Belvitan" und anderen Heteroauxinen die Keimfähigkeit des Saatgutes erhöhen. Die in der Literatur erwähnte Steigerung der Keimfähigkeit durch Digitalisextrakte konnte ich in eingehenden Untersuchungen — jedenfalls mit den von mir benutzten Lösungen — nicht bestätigen. Da in den Parallelversuchsreihen mit β-Indolylessigsäure dieselbe Variationsbreite in den Keimprozenten auftrat wie nach Behandlung mit Digitalisextrakten, unterzog ich die Angaben von AMLONG und NAUNDORF einer Nachprüfung.

Das Saatgut wurde für 24 Stunden — entsprechend dem Vorgehen von AMLONG und NAUNDORF (1937) — in 10^{-8} bis 10^{-3} mol, in einigen Fällen auch 10^{-2} mol (konzentrierten) β-Indolylessigsäurelösungen und zur Kontrolle in destilliertem Wasser eingequollen. Dann kamen die Samen mit einem konstanten Abstand von 4 mm auf Filtrierpapier in Petrischalen zur Keimung. Die Versuchsanstellung deckte sich mit der früher von mir beschriebenen und ist dort im einzelnen nachzulesen (DRAWERT, 1948). Da Leitungswasser schon für sich die Keimung stimuliert, wurde die β-Indolylessigsäure — abweichend von dem Verfahren von AMLONG und NAUNDORF — in destilliertem Wasser gelöst. Nur für einige Versuchsreihen kam zum Vergleich auch in Leitungswasser gelöstes Heteroauxin zur Anwendung. Als Versuchsobjekte dienten hauptsächlich die Früchte von *Cichorium Endivia* L. und Rosenkohlsamen. Daneben wurden noch einige Reihen mit Mais,

Weizen, Hirse, Baldrian, Soja, Kohlrabi, Weiß- und Blumenkohl durchgeführt.

In den Abb. 1 und 2 sind die mit *Cichorium Endivia* und mit Rosenkohl erhaltenen Ergebnisse wiedergegeben. Bei *Cichorium* handelt es sich um Saatgut der Winterendivie „Grüne Escariol", Erntejahr

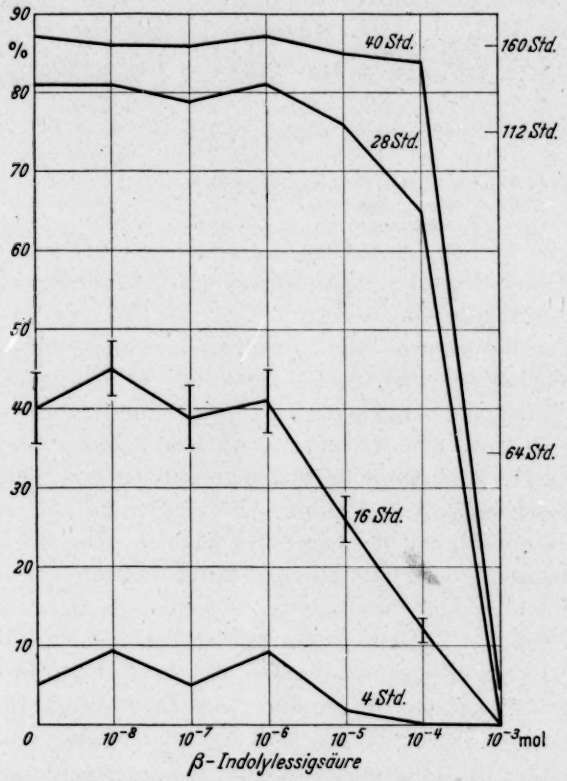


Abb. 1. Keimung der Früchte von *Cichorium Endivia* nach einer 24stündigen Vorquellung in 25cm³ β-Indolylessigsäure, in destilliertem Wasser gelöst, in 50 cm³ fassenden ERLENMEYER-Kolben. Mittelwerte aus 10 Versuchsreihen mit je 700 Früchten. Dunkelthermostat mit 26,5—27,5° C. Abszisse: Heteroauxinkonzentration. Ordinate: Gekeimte Früchte in Prozent. Die zur Ordinate parallelen senkrechten Striche geben den mittleren Fehler an.

1943, und beim Rosenkohl um die Sorte „Spiral", Erntejahr 1945. In beiden Fällen stammte das Saatgut von der Firma F. C. Heinemann, Erfurt. Die Kurven in Abb. 1 sind aus 10 Versuchsreihen mit je 700 Früchten gewonnen worden und die in Abb. 2 aus 20 Serien mit je 700 Samen. Aus den Kurven geht deutlich hervor, daß von einer Erhöhung der Keimprozente bei keiner der untersuchten Konzentrationen die Rede sein kann. Nach AMLONG und NAUNDORF müßte bei 10^{-3} bzw. 10^{-2} ein Optimum zu erwarten sein. Wie die Abb. 1 und 2

aber belegen, ist im Gegenteil anfangs sogar eine ausgesprochene Hemmung bei 10^{-3} mol zu beobachten, die bei den Endivienfrüchten noch ausgeprägter in Erscheinung tritt als bei den Rosenkohlsamen. Dieser Unterschied kann durch die schnellere Keimung der Endivien bedingt sein; denn je später wir nach dem Auslegen der Samen und Früchte auf das Keimbett die Keimprozente bestimmen, desto geringer ist der Unterschied zwischen den einzelnen Konzentrationen. So sind

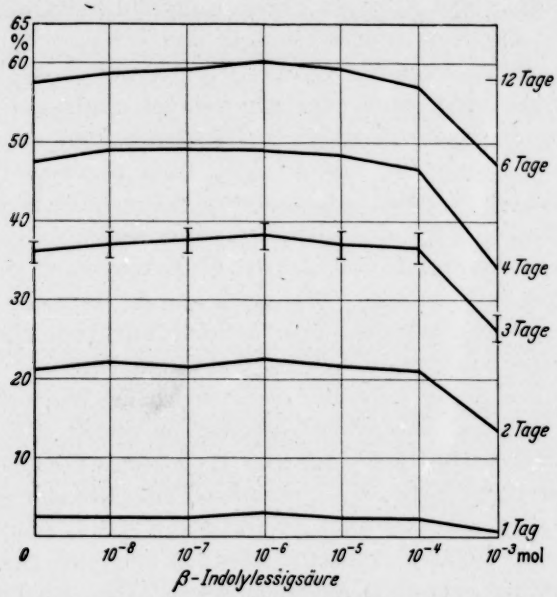


Abb. 2. Keimung von Rosenkohlsamen nach einer 24stündigen Vorquellung in 25 cm³ β-Indolylessigsäure. Mittelwerte aus 20 Versuchsreihen mit je 700 Samen. Sonst wie Abb. 1.

bei *Cichorium* nach 6 und bei Rosenkohl allerdings erst nach 12 Tagen in allen Konzentrationen gleichviel Körner gekeimt. In der folgenden Zeit ändern sich die Keimprozente bei den einzelnen Konzentrationen nicht mehr. Die anderen untersuchten Früchte und Samen ergaben dasselbe Resultat.

Amlong und Naundorf führen die von ihnen mit Heteroauxinen erzielten Stimulationserscheinungen bei der Keimung darauf zurück, daß bei der Lagerung das im Samen vorhandene organeigene Auxin allmählich in eine physiologisch inaktive Form übergeht. Durch die Heteroauxinzufuhr soll nun der Auxinmangel kompensiert und so die Keimung gefördert werden. Die von mir benutzten *Cichorium*-Früchte besaßen immerhin noch eine 90%ige Keimfähigkeit, und bei den Rosenkohlsamen betrug diese 60%. Es kann also der Einwand erhoben werden, daß das von mir angewandte Saatgut noch organeigenes Auxin in optimaler Menge enthielt. Diesen Einwand konnte ich aber

widerlegen durch Versuche mit Weiß- und Blumenkohlsamen, die bei der Anschaffung vor einigen Jahren eine 100%ige Keimfähigkeit besaßen. Durch das Altern war jetzt aber die Keimfähigkeit auf 30 bzw. 20% abgesunken. Mit diesem Saatgut erhielt ich den Rosenkohlversuchen völlig entsprechende Ergebnisse.

Während sonst der erste wahrnehmbare Keimungsschritt das Durchbrechen der Keimwurzel durch die Samenschale ist, erschienen bei diesen durch das Alter in ihrer Keimfähigkeit herabgesetzten Samen zuerst die Kotyledonen, und in den meisten Fällen — besonders beim Blumenkohl — unterblieb überhaupt die Ausbildung der Keimwurzeln. An Stelle der Keimwurzel zeigte das Hypokotyl an seinem unteren Ende einen kleinen, dunklen Knopf. Am Hypokotyl entstanden dann sekundär Faserwurzeln. Eine ähnliche Erscheinung konnte man auch bei den sonst normal keimenden Früchten von *Cichorium Endivia* in den höheren Heteroauxinkonzentrationen (10^{-3} mol) beobachten, nur daß hier das Hypokotyl noch die bekannte starke Anschwellung aufwies. War noch eine kurze Keimwurzel vorhanden, so entwickelte diese einen dichten Filz von Wurzelhaaren. In der Folgezeit wuchs diese Wurzel dann sehr langsam, wurde sehr dünn und zeigte keine oder nur sehr spärliche Wurzelhaare. Die Keimwurzel war um so stärker reduziert, je dicker das Hypokotyl angeschwollen war. Die stark verdickten Hypokotyle besaßen meist kein Streckungsvermögen mehr. Trat aber noch eine Streckung auf, dann rollten sich die Hypokotyle häufig spiralig auf. Beim Mais zeigte sich erst in einer 0,01 molaren (konzentrierten) Lösung eine Hemmung des Wurzelwachstums, gekoppelt mit einer sehr starken Rückbildung der Wurzelhaare.

Es erhebt sich nun die Frage, wie sind AMLONG und NAUNDORF, sowie THIMANN und LANE zu den beobachteten Stimulationserscheinungen gekommen? Ich halte sie für Zufallsergebnisse auf Grund einer zu kleinen Versuchszahl und zu geringer Beachtung der anderen, die Keimung beeinflussenden Faktoren (s. DRAWERT, 1948). So gehen sowohl AMLONG und NAUNDORF als auch THIMANN und LANE von Versuchsserien mit 100 Samenkörnern aus. In einigen Fällen geben erstere auch 1000 und in einer Versuchsreihe nur 50 Samen an. Von einer Wiederholung der Versuche ist nirgends die Rede. Nach der von mir beobachteten Variationsbreite der Keimprozente (DRAWERT, 1948) ist diese Zahl aber viel zu gering, um statistisch einigermaßen gesicherte Werte zu erhalten. Mit den von den Verfassern angeführten Zahlen habe ich auch mit β-Indolylessigsäure Versuchsreihen mit ausgesprochenen Optimumkurven erhalten, wie sie für Digitalisextrakt in Abb. 8, S. 569 in meiner früheren Arbeit wiedergegeben sind. Die Mittelwerte aus 20 Versuchsreihen zeigten aber dann z. B. für Rosenkohl

die in Abb. 2 zum Ausdruck kommende Nivellierung. Weiter führen AMLONG und NAUNDORF die nach 3 Wochen erhaltenen Keimprozente an. Nach meinen Erfahrungen zeigt nach dieser Zeit auf Filtrierpapier zur Keimung ausgelegtes Saatgut so starke Verpilzung und solchen Bakterienbefall, daß man gar nicht mehr zu einwandfreien Ergebnissen kommen kann, da der Versuch unkontrollierbar geworden ist.

Nach RUGE (1947) nimmt mit dem Alter der Samen der Wirkstoffgehalt ab. So wird auch der Gehalt an Auxin verringert. Es wäre also denkbar, daß Auxinzufuhr unter Umständen die Keimfähigkeit alter Samen steigern könnte. Fraglich muß es aber erscheinen, ob auch Heteroauxin dazu befähigt ist. Nach den Befunden von v. GUTTENBERG (1942) wirkt die β-Indolylessigsäure nicht selbst als Wuchsstoff, sondern nur als Auxinaktivator. Wenn mit dem Altern der Samen auch die inaktive Vorstufe des Auxins zerstört wird, kann man demnach das organeigene Auxin natürlich nicht durch Heteroauxin ersetzen.

Zusammenfassung.

Entgegen den in der Literatur vorhandenen Angaben kann durch Behandlung von Samen und Früchten mit β-Indolylessigsäure keine Keimungsförderung erzielt werden. Die höheren Heteroauxinkonzentrationen (0,01 und 0,001 mol) bedingen eine Keimungsverzögerung und führen bei einigen Objekten zu den bekannten pathologischen Veränderungen der Keimwurzel und des Hypokotyls.

Literatur.

AMLONG H. U., u. G. NAUNDORF: Über einige praktische Anwendungen der pflanzlichen Streckungswuchsstoffe. Forsch.dienst **4**, 417 (1937). — Neue Wege der Pflanzenstimulation. Forsch.dienst **5**, 292 (1938a). — Die Wuchshormone in der gärtnerischen Praxis. Berlin 1938(b). — Wuchsstoffe und Pflanzenertrag. Forsch.dienst **7**, 465 (1939). — DRAWERT, H.: Beiträge zur Stimulation des Pflanzenwachstums. I. Der Einfluß von Extrakten aus Folia Digitalis auf die Keimung der Früchte von *Cichorium Endivia* L. Planta (Berl.) **35**, 555 (1948). — GUTTENBERG, H. v.: Über die Bildung und Aktivierung des Wuchsstoffes in den höheren Pflanzen. Naturw. **30**, 109 (1942). — RUGE, U.: Untersuchungen über keimungsfördernde Wirkstoffe. Planta (Berl.) **35**, 297 (1947). — THIMANN, K. V., and R. H. LANE: After-effects of the treatment of seed with auxin. Amer. J. Bot. **25**, 535 (1938).

Dr. HORST DRAWERT, (15b) Jena, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 37, S. 6—11 (1949).

ÜBER DEN WASSERVERBRAUCH VON PFLANZENVERBÄNDEN.

Von

ULRICH BERGER-LANDEFELDT.

(Eingegangen am 16. Oktober 1948.)

Obwohl von hohem praktischen Allgemeininteresse, ist das Problem der Wasserabgabe von Pflanzenverbänden bisher außerordentlich vernachlässigt worden. Abgesehen von einigen älteren Arbeiten (Zusammenstellung bei BERGER-LANDEFELDT 1947) liegen als wichtigste nur 2 Untersuchungen von PISEK und CARTELLIERI (1939; 1941) vor. Sie stellten in einigen Pflanzengesellschaften die transpirierende Blattmasse der wichtigsten Vertreter auf einen Quadratmeter Bodenfläche bzw. bei Bäumen und Sträuchern die transpirierende Blattmasse je Quadratmeter Standraum fest, maßen mit Hilfe der kurzfristigen Wägemethode die durchschnittliche Transpiration der einzelnen Arten und errechneten auf diese Weise den Wasserverbrauch von Bäumen, Sträuchern und Pflanzengesellschaften auf den Quadratmeter Bodenfläche je Tag, Monat und Jahr. Abgesehen von der Mühseligkeit der Bestimmung können diese Werte wegen des zeitlichen und räumlichen Schlusses vom Teil aufs Ganze nur Überschlagszahlen sein.

Um den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden exakter zu erfassen, hat HUBER (1937, S. (48); 1944, S. 155—156; 1947), angeregt durch die klimatologischen Arbeiten W. SCHMIDTS (1925), mehrfach vorgeschlagen, die Wasserabgabe durch die zahlenmäßige Bestimmung des Gasaustausches, also durch die Messung des Wasserdampfgefälles, das sich über transpirierenden Pflanzenbeständen einstellt, zu ermitteln. Das Wasserdampfgefälle allein als Maß für die Verdunstung zu benutzen, ist jedoch nicht angängig, weil hier noch die Durchmischung der Luftmassen durch Turbulenz, der Austausch, mit hineinspielt, zu dessen Messung der Austauschkoeffizient dient. Die Verdunstung stellt sich also dar als das Produkt des Wasserdampfgefälles und des Austausches.

Wasserdampfgefälle und Austausch zu bestimmen, bietet keine unüberwindlichen Schwierigkeiten, jedoch ist es HUBER (1947, S. 130 bis 131) bisher nur gelungen, für gewisse Vormittagsstunden zahlenmäßig brauchbare Messungen zu erhalten, während die Werte der übrigen Tagesstunden orientierenden Charakter haben, weil nur in den Vormittagsstunden die Messungen einwandfrei außerhalb der Fehler-

grenze der Methode lagen. Besonders fehlte es ihm an Hitzdrahtanemometern, um den Austauschkoeffizienten genauer erfassen zu können.

Man kann jedoch auf die Bestimmung des Austauschkoeffizienten überhaupt verzichten. Ist β die Geschwindigkeit, mit der der Spiegel einer verdunstenden Wasseroberfläche sich bei einem Dampfdruckgefälle in der Vertikalen von 1 mm Hg/cm senkt, E der Sättigungsdampfdruck, e_L der Dampfdruck der Luft in 2 m Höhe, so ist die Verdunstung

$$V = \beta \cdot (E - e_L). \tag{1}$$

Haben wir es, wie in unserem Falle, nicht mit einer freien Wasserfläche, sondern mit einer transpirierenden Blatt- oder verdunstenden Bodenoberfläche zu tun, muß E noch mit dem Faktor w, der Wasserbedeckungszahl, versehen werden. w ist die Zahl, die, mit dem Sättigungsdampfdruck multipliziert, den an der Pflanzen- bzw. Bodenoberfläche herrschenden Dampfdruck e_O ergibt. Dann ist

$$V = \beta \cdot (E \cdot w - e_L) = \beta \cdot (e_O - e_L). \tag{1a}$$

In einem gewissen Verhältnis zum Wasserdampfübergang steht aber auch der Wärmeübergang. Bezeichnet man die Anzahl Kalorien, die durch Leitung und Konvektion von dem Quadratzentimeter einer Fläche je Minute und Grad Temperaturdifferenz zwischen der Fläche und einer Schicht in 2 m Höhe an die sie überströmende Luft abgegeben wird, mit α, so kann man nach Brunner (1940, S. 123), da für Wärme- und Wasserdampfübergang die Grenzschichtdicke annähernd gleich groß ist, für die Wärmeübergangszahl

$$\alpha = \lambda/\delta_O \text{ (cal/cm}^2 \cdot \text{min} \cdot \text{Grad)} \tag{2}$$

und für den Verdunstungskoeffizienten

$$\beta = k/\delta_O \text{ (cm}^2\text{/min} \cdot \text{cm} = \text{cm/min)} \tag{3}$$

schreiben. Darin ist:

δ_O = effektive Grenzschichtdicke,
λ = Wärmeleitfähigkeit,
k = Diffusionskoeffizient Luft-Wasserdampf.

Überträgt man mit Brunner Gleichung (3) ins cal-Maß und ersetzt die absolute Feuchte durch den Dampfdruck, so ergibt sich:

$$\beta = k \cdot r \cdot z/\delta_O. \tag{3a}$$

Darin ist:

r = Verdampfungswärme,
z = Umrechnungsfaktor von absoluter Feuchte in mm Hg.

Nun folgt aus (2) und (3)

$$\beta = \alpha \cdot k \cdot r \cdot z/\lambda \tag{4}$$

und, wenn man (4) in (1a) einsetzt

$$V = \alpha \cdot k \cdot r \cdot z/\lambda \cdot (e_O - e_L). \tag{5}$$

$k\,r\,z/\lambda$ ist etwa gleich 2,17.

Die Einführung der Wärmeübergangszahl α bedeutet zunächst noch keinen wesentlichen Fortschritt, da ihre praktische Messung ebenfalls auf Schwierigkeiten stößt. Sie steht übrigens in engem Zusammenhang mit dem Austauschkoeffizienten, insofern als sie das Integral über die Austauschkoeffizienten vom Boden bis in 2 m Höhe ist (BRUNNER 1940, S. 123).

Bezeichnet man nun mit ϑ_O die Temperatur an der Oberfläche und mit ϑ_L die Temperatur der Luft in 2 m Höhe, so ergibt sich für den Wärmeübergang durch Leitung und Konvektion

$$L = \alpha \cdot (\vartheta_O - \vartheta_L). \tag{6}$$

Dann ist

$$\frac{L}{V} = \frac{\vartheta_O - \vartheta_L}{(e_O - e_L) \cdot 2.17}. \tag{7}$$

Damit verschwindet die Wärmeübergangszahl. Auf diese Weise wird die Messung von L/V ohne größere Schwierigkeiten nach bekannten Methoden möglich.

Temperatur und Feuchte verbindet die bekannte Wärmehaushaltsgleichung (ALBRECHT 1937a, S. 471; 1937b, S. 108; 1943, S. 44; BRUNNER 1940, S. 115)

$$S = B + L + V + Q_\alpha + Q_\beta + N. \tag{8}$$

Darin ist:

S = Strahlungsumsatz an der Oberfläche,
B = Wärmeumsatz im Boden,
Q_α = Advektion fühlbarer Wärme,
Q_β = Advektion latenter Wärme,
N = Wärmezu- und -abfuhr durch Niederschlag.

Da von uns nur niederschlagsfreie Zeiten betrachtet werden, wird N gleich Null. Auch die Advektion ist verhältnismäßig sehr klein, so daß wir sie ebenso wie ALBRECHT (1930), BUETTNER (1933) und FRANSSILA (1936) vernachlässigen können. In vereinfachter Form kann man also schreiben:

$$S = B + L + V. \tag{8a}$$

Dann ist

$$L + V = S - B. \tag{9}$$

Die Bestimmung des Wärmeumsatzes macht keine größeren Schwierigkeiten, die Messung des Strahlungsumsatzes ist durch die Arbeiten von ALBRECHT[1] (1933, S. 62—65; 1937a, S. 472; 1937b, S. 108—112; 1939, S. 241—242; 1946/47) sehr vereinfacht worden. Auf diese Weise läßt sich $L + V$ leicht bestimmen. Aus der Kenntnis von $L + V$ und L/V ergibt sich V in cal/cm^2 · min und nach einfacher Umrechnung in g/m^2 · h.

[1] Herrn Dr. F. ALBRECHT bin ich für seine freundliche Hilfe zu großem Danke verpflichtet.

Die Vorteile der Bestimmung des Wasserverbrauches von Pflanzenverbänden nach der Wärmehaushaltsmethode liegen auf der Hand. Die zahlreichen mühsamen Einzelmessungen, die bei der kurzfristigen Wägemethode vonnöten sind, können unterbleiben, die Unsicherheit, die durch den Schluß von der Transpiration des Einzelzweiges auf die Wasserabgabe des Bestandes bedingt ist, entfällt. Die Bestimmung kann in einem Meßgange, selbst ohne die Pflanzen zu berühren, durchgeführt werden. Die in die erhaltenen Werte mit eingehende Bodenverdunstung, die meist nur ein Bruchteil der Transpiration der Pflanzenmasse ist, vermag man auf andere Weise zu bestimmen und von der Gesamtverdunstung abzuziehen. Die Methode kann übrigens auch, worauf noch besonders hingewiesen sei, zur nächtlichen Taumessung benutzt werden. Man erhält dann negative Verdunstungswerte (Kondensation). Damit können auch erstmalig die einer bestimmten, vegetationsbedeckten Bodenfläche tatsächlich durch Tauspendung zukommenden Niederschlagsmengen mühelos gemessen werden.

Aus dem bereits vorhandenen Material gibt die Tabelle 1 einige Beispiele wieder, bei denen die Transpiration eines Baumes, eines Strauches und zweier charakteristischer Pflanzengesellschaften gleichzeitig nach der Wärmehaushaltsmethode und nach der Wägemethode bestimmt und die Tagessummen wie von Pisek und Cartellieri (1939, S. 60—64; 1941) berechnet wurden. Soweit vorhanden, sind einige entsprechende Werte, die von Pisek und Cartellieri (1939, S. 61; 1941, S. 286) gemessen wurden, beigefügt.

Vergleichen wir zunächst die Frischgewichtstranspiration je Tag, so ergibt sich, daß die Tagessummen mit den von Pisek und Cartellieri an hochsommerlichen Standardtagen festgestellten Werten recht gut zusammenstimmen, sie jedoch, weil die Versuchstage nicht immer wolkenlos waren und es sich auch um August- und Septembermessungen handelt, nicht ganz erreichen. Vergleicht man jedoch die Blattmasse je Quadratmeter Bodenfläche, so sind die Unterschiede beträchtlich. Sie ist in allen Fällen weit größer. Daraus ergeben sich denn auch sehr viel höhere Transpirationssummen je Quadratmeter Bodenfläche. Wahrscheinlich spielt hier der atlantische Klimacharakter des Untersuchungsortes eine wesentliche Rolle. Die Heide war außerordentlich üppig (50 cm hoch). Noch deutlicher kommt die kräftige Blattmassenentwicklung beim Sanddorn zum Ausdruck, der noch dazu nach einem Regentage an einer sehr wasserzügigen Stelle unmittelbar am Ufer des Prerowstromes untersucht wurde. Besonders eindringlich geht die Abhängigkeit der Transpirationssummen je Quadratmeter Bodenfläche von der Stärke der Vegetationsentwicklung auch aus den 3 Probequadraten des Elymeto-Ammophiletums hervor.

Tabelle 1.

Datum	Ort	Charakteristik	Frischgewichtstranspiration je Tag g/g · 24 Stunden	Transpirierende Blattmasse je Quadratmeter Bodenfläche g/m²	Tagestranspiration je Quadratmeter Bodenfläche g/m² · 24 Stunden
		Quercus Robur.			
10. 9. 48	Berlin, Grunewald, Rev. Dachsberge	Junger 4 m hoher Bestand	—	—	4163[1]
		Junger 4 m hoher Bestand	6,21	728	4521[2]
Hochsommer	Innsbruck	Junger einzelnstehender Baum[3]	7,60	—	—[2]
		Hippophaë rhamnoides.			
21. 8. 48	Prerow, Darß, Bahndamm	Sehr üppiger 3jähriger Bestand. Aus der Mitte	—	—	4814[1]
		Sehr üppiger 3jähriger Bestand. Schwächere Randzone	3,91	976	3818[2]
Hochsommer	Innsbruck, Höttinger Graben	Sehr licht, sehr geringe Entwicklung[3]	6,75	216	1458[2]
		Callunetum.			
15. 8. 48	Prerow, Darß auf Torf	Sehr üppige Vegetationsbedeckung	—	—	3881[1]
		Üppige Vegetationsbedeckung	3,68	999	3680[2]
Hochsommer	Innsbruck, Patscherkofel	Zwergstrauchheide. Geringe Vegetationsentwicklung[3]	4,02	475	1910[2]
		Elymeto-Ammophiletum.			
19. 8. 48	Prerow, Darß, Ostseedüne	Vegetationsbedeckung schwach, *Ammophila* zahlreicher als *Elymus.*	—	—	1473[1]
		Vegetationsbedeckung stark, überwiegend *Elymus*, *Ammophila* geringer.	—	1025	3114[2]
		Vegetation üppig. Fast nur *Ammophila*, vereinzelt *Elymus*	—	1236	3729[2]

[1] Nach der Wärmehaushaltmethode.
[2] Nach der Wägemethode.
[3] Messungen von PISEK und CARTELLIERI (1939, S. 61; 1941, S. 286).

Schon diese wenigen Beispiele lassen erkennen, daß die Frischgewichtstranspiration eine für eine bestimmte Art recht spezifische Größe zu sein scheint, während für die Wasserabgabe je Quadratmeter Bodenfläche die Vegetationsentwicklung ausschlaggebend ist. Es scheint deswegen angebracht, besonders dem zweiten Punkte, vor allem im Hinblick auf die Wasserabgabe größerer Pflanzenbestände (Wälder usw.), weiter nachzugehen. Hierfür dürfte die Bestimmung der

Wasserabgabe nach der Wärmehaushaltsmethode besonders geeignet sein. Ihre Werte stimmen auch im täglichen Gange mit denen der Wägemethode gut überein. Weitere Untersuchungen behalte ich mir vor.

Zusammenfassung.

Um den Wasserverbrauch von Pflanzenverbänden genauer und einfacher, als es bisher möglich war, erfassen zu können, wird vorgeschlagen, ihn mittels des Wärmehaushaltes zu bestimmen. Nach dieser und nach der älteren Wägemethode gemessene Transpirationssummen sind als Beispiele in einer Tabelle zusammengestellt.

Literatur.

Albrecht, F.: Über den Zusammenhang zwischen täglichem Temperaturgang und Strahlungshaushalt. Gerlands Beitr. Geophys. **25**, 1 (1930). — Ein Strahlungsbilanzmesser zur Messung des Strahlungshaushaltes von Oberflächen. Meteor. Z. **50**, 62 (1933). — Meßgeräte des Wärmehaushaltes an der Erdoberfläche als Mittel der bioklimatischen Forschung. Meteor. Z. **54**, 471 (1937a). — Die Meßgeräte des Wärmeumsatzes der pflanzenbestandenen Erdoberfläche unter besonderer Berücksichtigung von Messungen im Walde. Z. angew. Met., Wetter **54**, 105, 137 (1937b). — Apparate und Meßmethoden der atmosphärischen Strahlungsforschung. In F. Linke, Meteorologisches Taschenbuch, 5. Ausg., S. 204—273. Leipzig 1939. — Der gegenwärtige Stand und die Aufgaben der Wärmehaushaltsforschung. Meteor. Z. **60**, 43 (1943). — Untersuchungen am Strahlungsumsatzmesser mit Quecksilberthermometern. Z. Meteor. **1**, 41 (1946/47). Berger-Landefeldt, U.: Zur Kenntnis des Wasserverbrauchs des Waldes. Forstwirtschaft-Holzwirtschaft **2**, 75 (1948). — Brunner, B. H.-C.: Küsteneinfluß auf Temperatur und Feuchte bodennaher Luftschichten. Gerlands Beitr. Geophys. **56**, 113 (1940). — Buettner, K.: Einige Strahlungsmessungen in der Tripolitanischen Sahara. Meteor. Z. **50**, 489 (1933). — Franssila, M.: Mikroklimatische Untersuchungen des Wärmehaushalts. Phil. Diss. Helsinki 1936. — Huber, B.: Methoden, Ergebnisse und Probleme der neueren Baumphysiologie. Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, 46 (1937). — Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fschr. Bot. **11**, 146 (1944). — Versuche zur Messung des Wasserdampf- und Kohlendioxyd-Austausches über Pflanzenbeständen. S.ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I **155**, 97 (1947). — Pisek, A., u. E. Cartellieri: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. IV. Bäume und Sträucher. Jb. Bot. 88, 22 (1939). — Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jb. Bot. **90**, 255 (1941). Schmidt, W.: Der Massenaustausch in freier Luft und verwandte Erscheinungen. Hamburg. Probleme der kosmischen Physik, Bd. 7. 1925.

Dr. U. Berger-Landefeldt, (1) Berlin-Dahlem,
Institut für landwirtschaftliche Botanik, Hüttenweg 15.

Planta, Bd. 37, S. 12—47 (1949).

Aus den Botanischen Anstalten in Göttingen.

ÜBER DIE BLÜTENBILDUNG VON KALANCHOË BLOSSFELDIANA IN VERSCHIEDENEN LICHT-DUNKEL-RHYTHMEN.

Von

RICHARD HARDER und GERTRUD GÜMMER.

Mit 17 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. August 1948.)

Die Langtagspflanzen werden durch Aufenthalt in einem „langen" Tag, die Kurztagspflanzen hingegen durch Verweilen in einem „kurzen" Tag zum Blühen veranlaßt. Dieses sehr sonderbare, widerspruchsvolle und zunächst schwer verständliche Verhalten, wonach also Belichtungszeiten, die für die eine Pflanzengruppe unerläßlich zum Zustandekommen des Blühens sind, bei der anderen die Blütenbildung völlig unmöglich machen, hat eine zusammenfassende Erklärung durch BÜNNING (1944 I, 1944 II, 1946) gefunden. BÜNNING wendet bekanntlich seine langjährigen Erfahrungen über die endonome Tagesrhythmik der Pflanzen auch auf die zum Blühen führenden Vorgänge an (näheres Kap. II). Im Laufe der Jahre haben wir bei unseren Untersuchungen an der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana* (HARDER 1946) eine Anzahl verschiedener Licht-Dunkel-Rhythmen angewandt, deren Auswirkung auf das Blühen geeignet ist, Stellung zu BÜNNINGS Vorstellungen — soweit sie die Kurztagspflanzen betreffen — zu nehmen.

Methodisches.

Die Pflanzen wurden im allgemeinen im Alter von etwa 6 Monaten in den Versuch genommen. Sie hatten dann meist 10 Blattpaare. Durch Ausbrechen aller Achselknospen wurden sie unverzweigt gehalten. Bis zum Beginn des Versuchs und ebenso nach dessen Ende standen sie im natürlichen oder durch elektrisches Zusatzlicht erreichten 16stündigen Langtag oder auch im Kurztag mit Einschaltung von 1 Stunde elektrischer Beleuchtung in der Mitte der langen Nacht. Die Kurztagseinwirkung wurde durch Anwendung von Dunkelstürzen oder durch Überziehen von lichtdichten Säckchen über einzelne Blätter herbeigeführt.

I. Die Versuche.

A. Zyklusdauer 24 Stunden.

Verschiedene Dauer und verschiedener Beginn der täglichen Beleuchtung.

a) Ohne Einschaltung von Unterbrechungstagen.

Versuch 1. Bei einer Gesamtdauer des Hell-Dunkel-Zyklus von 24 Stunden wurde die Länge der Hellperiode zwischen 2 und 9 Stunden variiert. Der Ver-

such wurde im Spätwinter bei schwachem natürlichem Licht gemacht. Die Beleuchtung begann für sämtliche Pflanzen morgens um 8 Uhr und wurde nach 3, 4 usw. Stunden durch Überstülpen von Dunkelstürzen abgebrochen. Um bei der 2stündigen Belichtung dem Einfluß des morgens noch schwachen Lichtes zu begegnen, wurde diese Gruppe erst von 10—12 Uhr ins Licht gebracht. Soweit die Belichtungszeit in den Spätnachmittag fiel, wurde sie durch elektrisches Licht ergänzt. Jede Gruppe enthielt 10 Pflanzen. In Abb. 1 ist die Anzahl der Tage bis zum ersten makroskopischen Sichtbarwerden der Blütenstände sowie deren Höhe am 54. Tag nach Versuchsbeginn eingetragen.

Ergebnis. Die Blütenstände erschienen um so früher und waren an einem bestimmten Termin um so höher, je mehr Stunden der Kurztag hatte.

Versuch 2. Der folgende Versuch wurde ebenfalls bei verschiedenen Tageslängen gemacht (zwischen 2 und 7 Stunden), er fand aber im Hochsommer zur Zeit der größten natürlichen Lichtintensität statt (16. 6.—7. 7.). Um dabei auch Einblick in die Wirkung der Belichtung während der verschiedenen Tageszeiten zu bekommen, wurde mit den Belichtungen der Gruppen morgens um 6 Uhr begonnen; um 7 Uhr kamen dann weitere Gruppen für die gleiche Zeitdauer ins Licht usw. während des ganzen Tages (Tabelle 1).

Der 2stündige Kurztag konnte so 13mal gegeben werden: 6—8, 7—9, 8—10 usw. bis 18—20 Uhr. Bei den längeren Belichtungen wurde die Durchführungsmöglichkeit natürlich zunehmend geringer; die 7stündige Lichtperiode

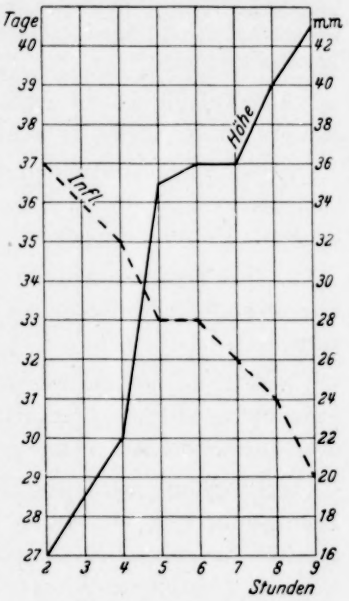


Abb. 1. Versuch 1. Sichtbarwerden der Infloreszenzen (Tage seit Versuchsbeginn) und Infloreszenzlänge (mm) am 54. Versuchstag im 2—9stündigen Kurztag.

Tabelle 1. *Versuch 2. Blühtermin (Anzahl Tage seit Versuchsbeginn bis zum Sichtbarwerden der Infloreszenzen) bei verschiedener Länge und verschiedenem uhrzeitlichen Beginn des Kurztages.* Versuch vom 16. 6.—7. 7.

Stundenzahl der Lichtperiode	Uhrzeit (Sommerzeit) des Beginns der Lichtperiode												
	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
2	32,2	26,3	25,7	24,6	23,6	23,6	23,7	24,8	25,9	26,3	26,7	27,3	32,8
3	27,2	25,0	22,3	22,3	22,2	22,8	19,9	21,7	23,9	24,4	27,3	27,1	
4	23,0	21,2	19,7	20,0	20,1	19,7	19,2	20,2	21,3	22,0	23,4		
5	19,5	18,8	18,9	18,3	18,3	18,3	18,8	19,5	20,1	21,3			
6	19,1	17,9	18,2	17,7	18,0	18,3	18,6	19,0	20,7				
7	18,7	18,0	18,0	17,7	17,7	18,2	18,9	19,8					

konnte nur noch 8mal angesetzt werden (letzte Belichtung von 13—20 Uhr). Je länger die Kurztage waren, desto mehr überdeckten sich natürlich die einzelnen Ansätze: beim 2 Stundentag überschnitten sich immer nur 2 Belichtungen, die dritte lag schon wieder außerhalb der Versuchszeit der ersten; beim Siebenstundentag überschnitt erst der siebte Ansatz (13—20 Uhr) sich nicht mehr mit dem ersten, dafür deckte sich aber seine erste Stunde (13—14 Uhr) noch mit der letzten Stunde des zweiten Ansatzes (7—14 Uhr) und seine späteren Stunden mit entsprechenden Stunden der späteren Belichtungen. Wenn ein Unterschied in der blühbeeinflussenden Wirkung der verschiedenen Tageszeiten vorhanden ist, muß er also bei den kürzeren Lichtperioden viel klarer zum Ausdruck kommen als bei den langen.

Aus Tabelle 1 und Abb. 2, die die Ergebnisse des Versuchs enthalten, ist folgendes zu entnehmen:

1. Je weniger Stunden täglich belichtet wurde, desto später erschienen, wie auch schon in Versuch 1 ermittelt wurde, die Infloreszenzen. Diese Verzögerung fand zu allen Tageszeiten statt.

2. Je länger die Belichtungszeit war, desto geringer war die Verkürzung des Blühtermins[1] gegenüber der nächstkürzeren Belichtungszeit.

3. Mit 6 Stunden war bei diesem im Hochsommer angesetzten Versuch die stärkste Verkürzung des Blühtermins erreicht, bei 7 Stunden waren die Werte im wesentlichen dieselben.

Die Verhältnisse lagen hier also anders als bei Versuch 1, wo der Blühtermin sich mit jeder Verlängerung der täglichen Belichtungsperiode verfrühte. Die Ursache dürfte in der Jahreszeit zu suchen sein. Versuch 1 wurde im Winter, Versuch 2 im Sommer gemacht. Bei der größeren Lichtintensität des Sommers — und vielleicht auch unter Mitwirkung sonstiger jahreszeitlich bedingter günstiger Faktoren — ist der Blühimpuls bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* also bei 6 Stunden Belichtung schon fast oder ganz maximal, so daß eine Verlängerung der Belichtungszeit dann keine nennenswerte Verfrühung im Erscheinen der Infloreszenzen mehr herbeiführt.

4. Die mittleren Blühtermine waren

	A	B	C
bei 2 Stunden Belichtung	26,4 Tage,	25,6 Tage,	25,7 Tage
„ 3 „ „	23,8 „	23,0 „	23,1 „
„ 4 „ „	20,9 „	20,5 „	20,4 „
„ 5 „ „	(19,2) „	18,9 „	18,7 „
„ 6 „ „	(18,6) „	18,6 „	18,2 „
„ 7 „ „	(18,4) „	(18,4) „	18,2 „

[1] Unter dem kurzen Wort „Blühtermin" ist immer die Anzahl der Tage seit Versuchsbeginn bis zum ersten makroskopischen Sichtbarwerden der Infloreszenzanlagen zu verstehen.

Gruppe A ist das Mittel aus sämtlichen Werten; läßt man die lichtschwächeren Spätnachmittagsstunden weg und rechnet nur bis zu den

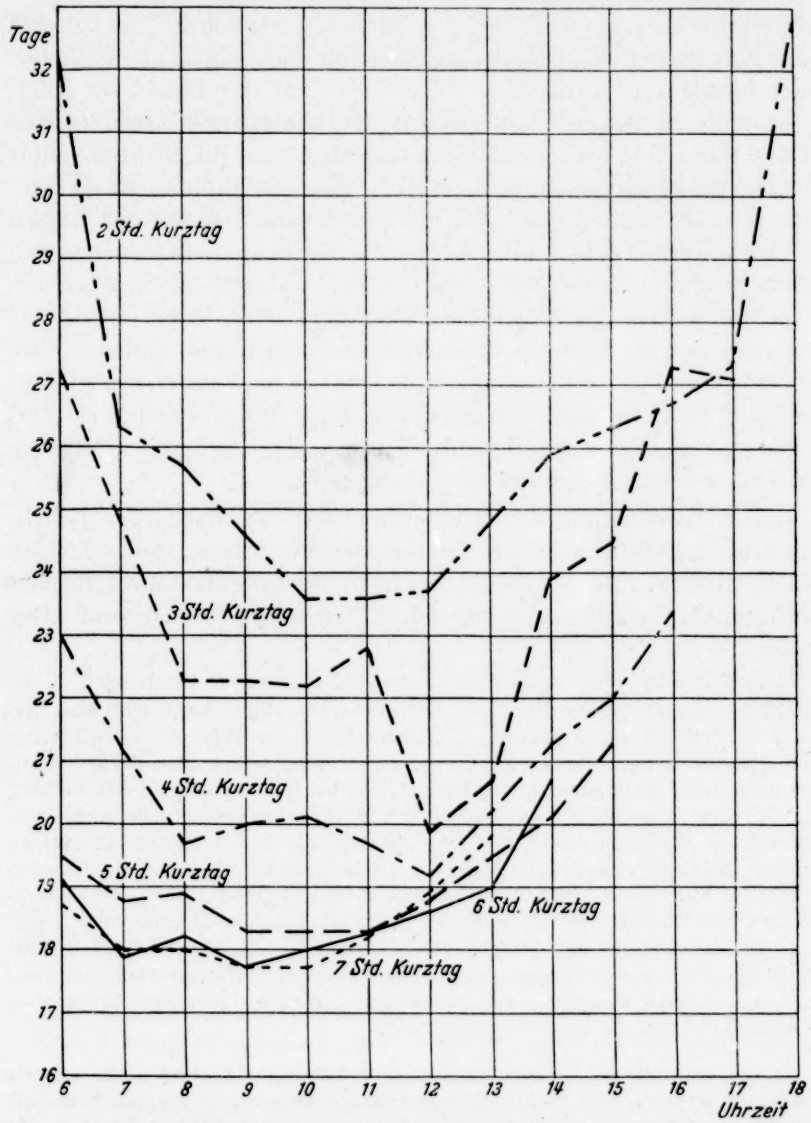


Abb. 2. Versuch 2. Tage bis zum Sichtbarwerden der Infloreszenzen bei verschiedener Dauer und verschiedenem uhrzeitlichen Beginn des Kurztages.

um 14 Uhr beginnenden Gruppen, so erhält man die unter B angegebenen Zahlen, und beschränkt man sich auf die bis um 12 Uhr beginnenden Zeiten, so ergibt sich Reihe C. Auch die Mittelwerte der Zeit bis zum Erscheinen der Blütenstände nahmen also mit

Verkürzung der Belichtungszeit von 7—2 Stunden ständig zu, der Unterschied war aber von 7 auf 6 Stunden nur noch sehr gering[1].

5. In den Morgenstunden waren bei allen Belichtungsdauern die Blühtermine lang, sie wurden gegen Mittag immer kürzer und nahmen ab mittags wieder zu. Dieses Verhalten war einheitlich bei sämtlichen Belichtungslängen vorhanden. Es hat also mit der Dauer des Kurztages nichts zu tun, sondern spiegelt den Einfluß der *Lichtintensität* auf den Blüherfolg wieder. Morgens und abends ist die Lichtintensität natürlich schwächer als mittags, daher ist dann der Blühimpuls geringer als in den Mittagsstunden. Am klarsten kommt das bei den kurzen Belichtungszeiten zum Ausdruck, wo die Kurvenpunkte morgens und abends sehr viel höher liegen als mittags, während die Kurven um so flacher werden, je länger die Belichtungszeiten waren; einerseits erstrecken sich die letzteren über einen breiteren Raum, umfassen also mehr Stunden mit verschiedenen Intensitäten, und andererseits überschneiden sich die einzelnen Gruppen auch untereinander stärker.

Neben der Dauer der Belichtung spielt also auch die *Lichtintensität* eine wesentliche Rolle.

6. Die Veränderung des Blühtermins mit der Länge der Belichtungszeit ist jedoch nicht auf die verschiedene Intensität des Lichtes zurückzuführen. Sie ist auch vorhanden, wenn man Zeiten gleicher Lichtintensität miteinander vergleicht (höchster Sonnenstand etwa 11 Uhr).

Versuch 3. Auf eine Beeinflussung des Blühens durch Lichteinfall in die photophile oder skotophile Phase im BÜNNINGschen Sinne kann man aus Versuch 2 natürlich keine Folgerungen ziehen. Denn die Pflanzen konnten ihre innere Rhythmik nach Einbringen in die neuen Belichtungszeiten natürlich auf diese umstellen. Eine gewisse Möglichkeit, die Umstellung des für die Bildung des Blühhormons maßgeblichen Gewebes der Pflanzen auf die neue Beleuchtungsrhythmik zu verhindern und so Lichteinfall in die verschiedenen Phasen zu erreichen, bestand vielleicht in folgender Versuchsanordnung: Die Hauptmasse der Pflanze blieb im gleichen Langtagsbeleuchtungsrhythmus wie vor dem Versuch, nur ein Einzelblatt wurde durch ein Säckchen am Morgen oder gegen Abend in Kurztag gebracht. Diese Versuchsanordnung brachte aber keine Unterschiede im Blühen der Morgen- und Abendgruppen. Offenbar stellte sich — vorausgesetzt, daß *Kalanchoë* überhaupt eine endonome Rhythmik besitzt — das Einzelblatt auf die neue Rhythmik um.

[1] Auch bei anderen Versuchen, die im Sommer gemacht wurden, war die Verkürzung der bis zum Sichtbarwerden der Infloreszenzen vergehenden Zeit oberhalb von 6 Stunden nur sehr gering. So erschienen bei einem Versuch, der am 14. 7. begann, bei 6, 7, 8 und 9 Stunden täglichem Licht die Blütenstände nach 20,1, 19,6, 19,0 und 18,8 Tagen, und ein am 9. 7. angesetzter bei 2-, 3-, 5-, 6- und 7stündigem Kurztag ergab 24,5, 22,3, 21,4, 20,9 und 20,8 Tage. Unter normalen sommerlichen Gewächshausverhältnissen beträgt das Minimum an Zeit, das vom Beginn der Kurztagswirkung bis zum Erscheinen der Infloreszenzen nötig ist, bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* also 18—19 Tage.

b) Mit Einschaltung von Unterbrechungstagen.

Bei den folgenden Versuchen wurde das Licht wieder entweder vor- oder nachmittags gegeben, im übrigen aber zur Vermeidung der Umstellung der inneren Rhythmik auf die verschiedenen Belichtungszeiten hinter jedem Vormittags- und Nachmittagskurztag 1 oder 2 Langtage (stets von 6—20 Uhr) eingeschaltet.

Versuch 4. Bei einem am 29. 8. begonnenen und am 10. 11. beendeten Versuch erhielten die Pflanzen (9 je Gruppe) 4, 6 oder 8stündigen Kurztag, der zu verschiedenen Tageszeiten zwischen 8 Uhr und 12 Uhr geboten wurde (näheres in Tabelle 2). Eine Gruppe aus jeder Tageslänge blieb zur Kontrolle ohne zwischengeschalteten Langtag, bei 10 Gruppen wurde 1, bei dreien 2 Langtage nach jedem Kurztag eingeschaltet.

Tabelle 2. *Versuch 4. Blühtermin (Anzahl der Tage seit Versuchsbeginn bis zum Sichtbarwerden der Infloreszenzen) bei verschiedener Länge und verschiedenem uhrzeitlichen Beginn des Kurztages mit und ohne Zwischenschaltung von Langtag.* Versuch vom 29. 8.—10. 11.

Kurztagsdauer Stunden	Beginn des Kurztages (Uhr)					
	6	8	9	10	10^{30}	12
ohne Langtag 4				21,4		
ohne Langtag 6			18,7			
ohne Langtag 8		19,4				
1 Langtag 4	—	35,7[1]		27,5		29,8
1 Langtag 6	—		28,4			29,4
1 Langtag 8	—	33,2			26,6	
2 Langtage 6	—		—		—	

[1] Nur 3 von 9 Pflanzen blühten, 6 blieben vegetativ.

Von den ab morgens 6 Uhr mit Langtagszwischenschaltung belichteten Gruppen blühte weder die im 4-, noch die beiden im 6-, noch die im 8stündigen Kurztag. Bei Tagesbeginn um 8 Uhr war das Resultat mit einem zwischengeschalteten Langtag auch noch recht mäßig: von den 9 Pflanzen, die von 8—12 Uhr belichtet wurden, blieben 6 vegetativ; die übrigen 3 kamen nach der verhältnismäßig langen Zeit von 36 Tagen zur makroskopisch erkennbaren Anlage ihrer Infloreszenzen. Auch im Achtstundentag dauerte es 33 Tage, bis die Infloreszenzen erschienen (in diesem Fall aber an allen 9 Pflanzen der Gruppe), während die Kontrollen ohne Langtagseinschaltung schon nach 19 Tagen ihre Blütenstände zeigten. Bei Beginn des Tages um 9, 10 und 10^{30} Uhr waren die Blühtermine dann wesentlich abgekürzt (27—28 Tage); sie erreichten aber den Termin der Kontrollen bei weitem nicht. Etwa die gleiche Zeit bis zum Sichtbarwerden der

Infloreszenzen verstrich auch bei Belichtungsbeginn um 12 Uhr (29—30 Tage), wobei die Pflanzen schon bis zu einem gewissen Grade Nachmittagslicht erhielten. Bei Einschaltung von 2 Langtagen blieben alle Gruppen rein vegetativ, und die Kontrollen ohne eingeschalteten Langtag zeigten ihre Blütenstände bei allen Tageslängen viel früher (19—21 Tage[1]).

Je früher die Lichtperiode begann (zwischen 6 und 12 Uhr), desto ungünstiger waren die Verhältnisse also für das Blühen. *Die entscheidende*

Abb. 3. Versuch 4. Belichtung 6—14 Uhr, 6—20 Uhr, 6—14 Uhr, 6—20 Uhr usw. Versuchsbeginn 29. 8., photographiert 9. 11.

Grenze lag zwischen 6 und 8 Uhr: die Pflanzen, die ihr Licht von 6—14 Uhr erhielten (Abb. 3), waren alle vegetativ, die von 8—16 Uhr (Abb. 4) und von 10—14 Uhr (Abb. 5) belichteten blühten dagegen ohne Ausnahme! Die Blühverzögerung wirkte sich übrigens im 4stündigen Tag noch etwas ungünstiger aus als im 6stündigen und war relativ am geringsten im 8stündigen.

Versuch 5. Bei diesem Versuch, der eine Wiederholung und Erweiterung des eben gebrachten darstellt, wurden statt 16 Gruppen 34 untersucht: Die Serie mit 2 Langtagen wurde auch auf den 4- und 8stündigen Kurztag ausgedehnt, und vor allem wurden mehr Ansätze mit Nachmittagsbelichtung gemacht. Bei Versuch 4 wurden die spätesten Gruppen ja schon mittags um 12 Uhr (4- und 6stündiger Kurztag) bzw. schon um 10^{30} Uhr (8stündiger Kurztag) ins Licht gebracht; die Pflanzen im 8stündigen Kurztag erhielten also täglich bis 18^{30} Uhr Licht, für die Pflanzen im 6stündigen Kurztag hörte die Belichtung aber um 18 Uhr auf, und für die Gruppe mit 4stündigem

[1] Wie die früheren Versuche ergeben haben, kommen auch morgens um 6 Uhr angesetzte Kontrollen aller Tageslängen rasch und vollständig zum Blühen.

Kurztag sogar schon um 16 Uhr. Deshalb wurde nun für alle drei Belichtungsdauern je eine Gruppe hinzugefügt, deren Kurztag erst um 20 Uhr endigte, der also von 12—20, 14—20 und 16—20 Uhr

Abb. 4. Versuch 4. Belichtung 8—16 Uhr, 6—20 Uhr, 8—16 Uhr, 6—20 Uhr usw. Versuchsbeginn 29. 8., photographiert 9. 11.

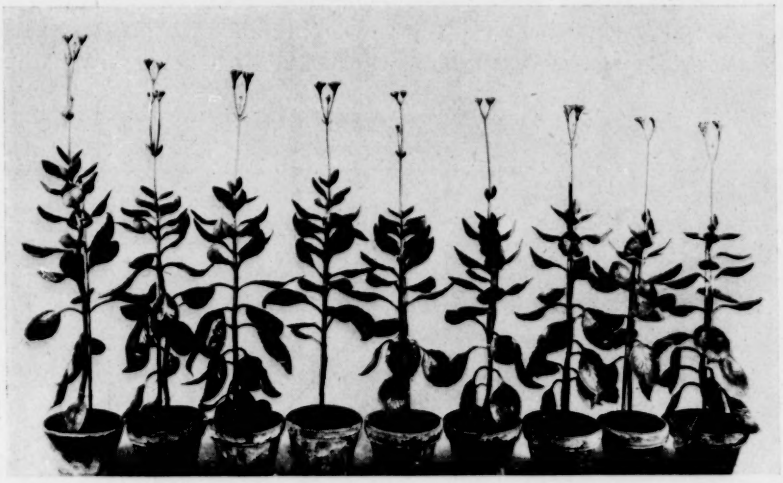


Abb. 5. Versuch 4. Belichtung 10—14 Uhr, 6—20 Uhr, 10—14 Uhr, 6—20 Uhr usw. Versuchsbeginn 29. 8., photographiert 9. 11.

dauerte. Für den 4stündigen Kurztag wurde außerdem noch eine Lichtperiode von 14—18 Uhr eingeschaltet. Die Kontrollen ohne Langtag wurden in diesem Falle nicht um die Tagesmitte gruppiert, sondern als Früh- und Spätserien mit Beginn um 6 Uhr bzw. nachmittags angesetzt. Der Versuch dauerte vom 1. 7.—11. 12.

Sein Ergebnis war das gleiche wie beim vorigen. In Tabelle 3 ist außer dem Blühtermin als zweite Maßzahl die Anzahl der Tage vom Versuchsbeginn bis zum Erscheinen der ersten offenen Blüte eingetragen. Beide Daten laufen parallel miteinander. Alle um 6 Uhr ins Licht gebrachten Gruppen mit 1 oder 2 eingeschalteten Langtagen blieben rein vegetativ, bei Einschiebung von 2 Langtagen auch noch diejenigen mit Belichtungsbeginn um 8 Uhr. Bei den um 8 Uhr beginnenden Versuchen kamen dagegen nur die Gruppen mit *einem* Langtag zum Blühen. Die in der Tagesmitte belichteten Pflanzen blühten alle, und die Entwicklungszeiten waren hier am kürzesten. Neu gegenüber dem vorigen Versuch ist aber, daß mit weiterer Verlegung des Kurztages in den Nachmittag die Blühtendenz wieder abnahm, bis sie schließlich sogar ganz unterdrückt wurde (bei zwei eingeschalteten Langtagen wesentlich früher als bei einem und auch bei längeren Belichtungszeiten vorzeitiger als bei den kürzeren). Sehr deutlich spiegeln sich die Verhältnisse in Abb. 6 wieder, die in graphischer Darstellung zeigt, wieviele Blüten im Durchschnitt an den Einzelpflanzen jeder Gruppe am Stichtag (7. 11.) vorhanden waren. Das Fehlen von Blüten in den Morgen- und Abendserien* bei einem eingeschobenen Langtag und das Kulminieren über Mittag sowie die besonders starke Hemmung durch 2 eingeschaltete Langtage sind ganz augenfällig. Die Kontrollpflanzen blühten alle, gleichgültig zu welcher Tageszeit und mit welcher Belichtungsdauer sie behandelt wurden.

Tabelle 3. *Versuch 5. Blühtermin (obere Zahl) und Öffnungstermin der ersten Blüte (untere Zahl).* Versuch vom 1. 7.—11. 12.

Kurztagsdauer Stunden		Beginn des Kurztages (Uhr)							
		6	8	9	10	10^{30}	12	14	16
ohne Langtag	4	34,8 104,8							41,4 106,4
	6	30,0 101,8						33,0 101,2	
	8	29,0 95,4					30,6 102,2		
1 Langtag	4	—	42,3 114,9		32,8 95,8		35,0 104,7	$>$ 61,7 142,3	— —
	6	—		32,6 102,2			28,4 99,8	—	
	8	—	39,1 124,2			27,7 92,8	($>$ 71,8)[1] ($>$ 145)		
2 Langtage	4	—	—		96,4		($>$ 114)[2]	—	—
	6	—		92,3			($>$ 117)[3]	—	
	8	—	—			(92,4)[4]	—		

[1] 6 von 9 Pflanzen. [2] 1 von 9 Pflanzen mit Blüten, an 4 Pflanzen vegetative Infloreszenzen. [3] 1 von 9 Pflanzen. [4] 4 von 9 Pflanzen.

* In der Gruppe 12—20 Uhr blieben jedoch nur 33% der Pflanzen vegetativ, die übrigen bildeten durchschnittlich 75 Blüten aus.

Die Nachmittagsserien zeigten zwar ihre Infloreszenzen etwas später als die Morgengruppen, auch waren in der Anzahl der Blüten die Morgenserien etwas begünstigt, jedoch waren die Unterschiede nur gering.

Während sonst (Versuch 1 und 2) und auch bei den Kontrollen zu diesem Versuch der längere Kurztag zum rascheren Erscheinen der Blüten führte, scheint bei diesen Wechselserien die Hemmung des Blühens mit der Dauer des Kurztages nicht ab-, sondern zuzunehmen: Im 4stündigen Kurztag blieben die von 16 Uhr an belichteten Pflanzen vegetativ, die um 14 Uhr ins Licht gebrachten kamen, wenn auch stark verzögert (Erscheinen der Infloreszenzen nach 62 Tagen) zum Blühen, und die ab 12 Uhr dem Kurztag ausgesetzten blühten gut (Erscheinen der Infloreszenzen nach 35 Tagen); bei 6 Stunden Tageslänge dagegen blieben schon die ab 14 Uhr belichteten Pflanzen steril, und im 8 Stundentag waren sogar schon bei Beginn der Belichtung um 12 Uhr 33% der Pflanzen vegetativ. Dieses ungünstigere Ergebnis der länger belichteten Gruppen hängt aber offenbar mit dem Vorstoßen der Belichtungszeit in die Abendstunden zusammen. *Die Blütenbildung blieb immer dann aus, wenn die Beleuchtung bis 20 Uhr dauerte.* Vergleicht man nur die Gruppen mit gleichzeitigem Belichtungs*ende*, so ergibt sich auch der Einfluß der Tageslänge wieder im alten Sinne: von Belichtungen, die nachmittags zur gleichen Zeit endigten, waren die längeren günstiger als die kürzeren.

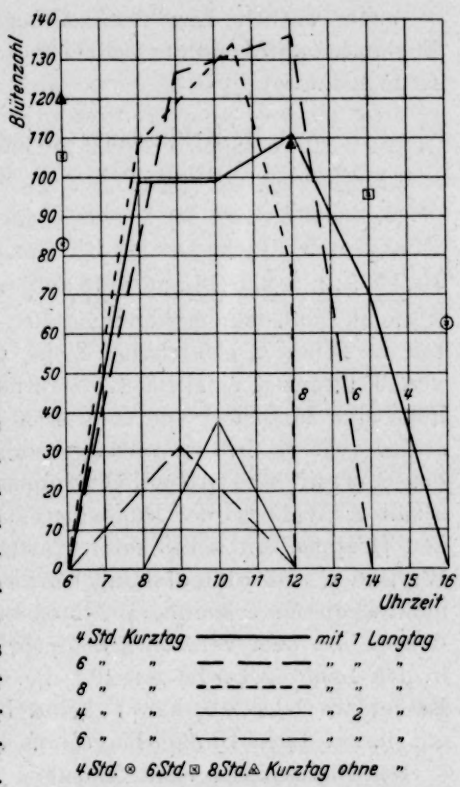


Abb. 6. Versuch 5. Anzahl der Blüten bei verschiedener Länge und verschiedenem tageszeitlichen Beginn des Kurztages.

Bei den frühen Morgenserien scheint dagegen die zeitliche Lage des Licht*beginns* ausschlaggebend zu sein, da hier niemals Blütenbildung eintrat, wenn der Kurztag um 6 Uhr anfing. Vergleicht man von den Morgenserien solche mit gleichzeitigem Lichtbeginn, so ist auch hier wieder der günstigere Einfluß einer längeren Lichtperiode zu beobachten.

Im ganzen sind also 3 Punkte maßgeblich:

1. Die Zwischenschaltung des Langtages; denn ohne diese blühten die Pflanzen bei allen Expositionen, und die Hemmung war bei zwei eingeschobenen Langtagen noch größer als bei einem.

2. Die Länge des Kurztages. Längere Belichtungen führten zu besserem Blühen.

3. Die zeitliche Lage des Lichtbeginns bei den Morgenserien (früher Beginn hemmte) und des Belichtungsendes bei den Abendserien (spätes Ende hemmte).

B. Zyklusdauer kleiner als 24 Stunden.

(12:12, 11:11, 10:10, 9:9, 8:8, 6:12, 5:12, 4:12, 3:12, 6:10[1].)

Versuch 6. Am 16. 7. wurde ein Versuch begonnen, bei dem die Pflanzen den Licht-Dunkel-Rhythmen 12:12 (zur Kontrolle), 11:11, 10:10, 9:9, 8:8, 6:12 und 6:10 ausgesetzt wurden. Der Versuch wurde in einem Dunkelzimmer durchgeführt. Während der Lichtperiode erhielten die Pflanzen elektrisches Licht, und zwar war über jeder Gruppe von 9 Pflanzen eine 100-Watt-Birne so angebracht, daß in Gipfelhöhe eine Intensität von etwa 4000 Lux herrschte; Intensitätsunterschiede wie sie in den vorhergehenden Versuchen teilweise zwischen den Morgen- und Abendlichtgruppen bestanden, waren also ausgeschaltet. Während der Dunkelperiode wurde über die zu verdunkelnden Gruppen ein lichtdichter Kasten gestülpt. Bei einem Teil der Rhythmen trat Blütenbildung ein; wenn alle Pflanzen einer Gruppe makroskopisch erkennbare Blütenstandsanlagen zeigten, wurde die Gruppe aus dem Versuch genommen[2] und zur weiteren Beobachtung in den Langtag zurückgestellt; die Gruppen, von denen nur einige Exemplare oder überhaupt keine blühten, wurden bis zum 2. 11. mit ihrem Licht-Dunkel-Rhythmus behandelt.

Das Blühergebnis ist in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Gruppen 12:12 und 6:12 zeigten gleiche Blühpotenz; ihre Blühtermine (Sichtbarwerden der Infloreszenzen und Sichöffnen der ersten Blüte) waren fast dieselben, die Blütenstände waren unverlaubt und bildeten etwa gleich viele Blüten aus. Bei anderen Zyklen (11:11, 10:10, 9:9) machte sich gegenüber 12:12 die Verkürzung der Gesamtperiode bei gleichbleibendem Licht-Dunkelverhältnis in einer mit abnehmender Stundenzahl immer geringer werdenden Blühtendenz bemerkbar: die Blühtermine waren immer mehr hinausgeschoben, die Zahl der Blüten wurde immer kleiner und in den Blütenständen trat zunehmende Verlaubung auf. Bei 11:11 (Versuchsende 2. 11.) blieben 2 Pflanzen vege-

[1] Die Dunkelstunden sind unterstrichen.

[2] 12:12 und 6:12 am 6. 9., 10:10 am 18. 10.

tativ, und die anderen hatten keine normalen, sondern verlaubte Infloreszenzen; bei 10:10 (Versuchsende 18. 10.) waren die Verlaubungen stärker, zum Teil hatten die Pflanzen nur vegetative Infloreszenzen, und bei 9:9 und 8:8 waren schließlich alle Pflanzen rein vegetativ. Auch bei 6:10 traten keine Blüten auf.

Versuch 7. In ihm (Beginn 24. 6.) wurden in derselben Weise die Rhythmen 5:12, 4:12, 3:12 angesetzt (Tabelle 4). Obgleich bei diesem Versuch die 100-Watt-Birnen in größerem Abstand über den Pflanzen hingen, so daß die Lichtintensität in Gipfelhöhe nur 2700 Lux betrug, kamen die Pflanzen meistens zum Blühen. Von der Gruppe 5:12 (am 13. 8. wieder in den Langtag gesetzt) bildeten alle 9 Pflanzen nach im Mittel 42,3 Tagen unverlaubte Blütenstände mit durchschnittlich 150 Blüten aus. Im Rhythmus 4:12 waren bei Versuchsende am 9. 9. alle Pflanzen zunächst noch vegetativ, aber bei der Weiterentwicklung im Langtag (bzw. natürlichen Tag + 1 Stunde nächtlichen Störungslichtes von 0—1 Uhr) zeigten sich bald bei allen Exemplaren außer bei einem, das vegetativ blieb, Blütenstandsanlagen (im Mittel 88,4 Tage nach Versuchsbeginn), die unverlaubt waren und je etwa 150 Blüten besaßen. 3:12 blieb auch bei Weiterentwicklung im Langtag vegetativ, aber es machte sich hier ebenso wie bei den beiden reproduktiven Gruppen eine deutliche Sukkulenzerhöhung in den oberen Blättern bemerkbar.

Aus den Versuchen 6 und 7 ergibt sich, daß die günstige Wirkung des Kurztages also bei abnehmender Nachtlänge (11 und 10 Stunden) immer mehr vermindert wurde; bei Nachtlängen von weniger als 10 Stunden kam kein Blühen mehr zustande. Bei unter 12 Stunden

Tabelle 4. *Versuch 6 und 7. Blütenbildung in verschiedenen Hell-Dunkel-Rhythmen von weniger als 24 Stunden Gesamtdauer.*

Hell-Dunkel-Rhythmus	Versuchsbeginn	Sichtbarwerden der Infloreszenzen	Öffnen der ersten Blüte	Zahl der Knospen und Blüten am 8.11. bzw. 9.9.	Gestaltung des Blütenstandes
		Tage nach Versuchsbeginn			
12:12	16. 7.[1]	31,9	93	113,8	normal
11:11		41,3[2]	93,5[2]	48	verlaubt
10:10		68,9	132[2]	17,6	stark verlaubt
9:9		—	—	0	—
8:8		—	—	0	—
6:12		31,6	95,1	94,7	normal
6:10		—	—	0	—
5:12	24. 6.[1]	42,3	nicht gezählt	etwa 150	normal
4:12		88,4	nicht gezählt	etwa 150	normal
3:12		—	—	—	—

[1] Die beiden Versuchsgruppen können nicht direkt miteinander verglichen werden. [2] Wert zu niedrig, da Nichtblüher nicht mit einbezogen sind.

verkürzter Nacht bzw. dadurch verkürztem Gesamtzyklus mußte der Tag eine verhältnismäßig große Länge haben, um zum Blühen zu führen, und zwar um so mehr, je stärker die Verkürzung der Nacht bzw. des Zyklus war (4:12 blühte, 3:12 nicht; 10:10 blühte, 6:10 nicht).

In den Zyklen mit einer Gesamtdauer von weniger als 24 Stunden kamen also die Rhythmen 11:11, 10:10, 6:12, 5:12 und 4:12 zum Blühen; 9:9, 8:8, 6:10 und 3:12 blieben dagegen vegetativ.

C. Zyklusdauer größer als 24 Stunden.

(9:15, 9:21, 9:24, 9:39, 6:18, 6:24, 6:30, 6:42, 16:16.)

Versuch 8. Am 16. 7. wurden im Dunkelzimmer gleichzeitig mit Versuch 6 Gruppen von je 9 Pflanzen den aus Tabelle 5 ersichtlichen Rhythmen von einer Gesamtlänge von mehr als 24 Stunden ausgesetzt. Bei einer Revision am 6. 9. konnten die Gruppen 6:18, 6:24, 9:15 und 9:21 aus dem Versuch genommen werden, da alle Pflanzen Infloreszenzanlagen hatten; am 14. 9. folgten 9:24 und 9:39, am 18. 10. 6:30, und schließlich wurde am 2. 11. 6:42 wieder in den Langtag gesetzt. Bei der letzten Gruppe war trotz der langen Versuchsdauer eine Pflanze noch vegetativ und blieb es auch weiterhin. In 6:30 hatte eine Pflanze nur eine „vegetative Infloreszenz", alle anderen hatten normale Blütenstände.

Bei den Gruppen mit 9stündigem Kurztag war, wie erwartet, das Blühen stärker als im Sechsstundentag, im übrigen verringerte sich bei beiden Tageslängen mit zunehmender Nachtlänge (vgl. Tabelle 5) die aus dem Sichtbarwerden der Infloreszenzen, dem Sichöffnen der ersten Blüte und der Anzahl der Knospen und Blüten erkennbare Blühintensität. Die abnehmende Blühtendenz stieg von 15 über 21

Tabelle 5. *Versuch 8. Blütenbildung in verschiedenen Hell-Dunkel-Rhythmen von mehr als 24 Stunden Dauer.* Versuchsbeginn 16. 7.

Hell-Dunkel-Rhythmus	Sichtbarwerden der Infloreszenzen	Öffnen der ersten Blüte	Zahl der Knospen und Blüten am 8. 11.	Normaler Blütenstand von 9 Pflanzen
	Anzahl der Tage nach Versuchsbeginn			
6:18	32,6	95,0	88,7	9
6:24	43,5	101,6	65,2	9
6:30	67,9	136,6	29,0	8, 1 vegetative Infloreszenz
6:42	55,4[1]	133,3[1]	26,3	8, 1 vegetativ
9:15	27,4	88,6	81,0	9
9:21	38,0	100,6	78,1	9
9:24	47,7	108,8	45,9	9
9:39	46,6	108,4	47,1	9

[1] Wert zu niedrig, da Nichtblüher nicht einbezogen sind.

zu 24 Stunden an und scheint bei 30 Stunden Nachtlänge die obere Grenze erreicht zu haben, denn die weitere Nachtverlängerung ergab dann keine weitere Verminderung des Blühens mehr. Die mittleren Blühdaten für die Gruppe 6:42 sind zu niedrig, da für die Berechnung ein Nichtblüher nicht mit einbezogen worden ist. Daß auch bei dieser Gruppe die Blühpotenz nicht größer war als bei 6:30, zeigt neben der Tatsache, daß eine Pflanze vollkommen vegetativ blieb, auch die nicht größere Gesamtblütenzahl.

Nachtlängen, die im 24-Stundenzyklus eine durchaus günstige Wirkung hatten, gaben in den hier gewählten längeren Zyklen also ungünstigere Resultate.

Von Zyklen mit 8- oder 16stündigen Perioden haben wir nur 8:16, 16:8 und 8:8 untersucht. Bei 8stündigem Kurztag und 16stündiger Nacht ergab sich natürlich normales Blühen, und bei 16stündigem Langtag blieben die Blüten aus; ebenso bei 8stündigem Kurztag mit 8stündiger Dunkelperiode, wie oben (Tabelle 4) bereits mitgeteilt wurde. Den Rhythmus 16:16 hat in unserem Institut Gertrud Meyer (1944) untersucht, wobei sie zum Vergleich auch 8:8 ansetzte. 8:8 blieb auch bei ihr rein vegetativ, von den 5 Pflanzen in 16:16 starb eine leider vorzeitig ab, von den restlichen 4 blieb eine vegetativ, 3 kamen aber zum Blühen; allerdings waren die Infloreszenzen stark verlaubt und hatten nur je 2, 14 und 36 Blüten.

Aus den um 8stündige Perioden kreisenden Rhythmen ergibt sich also: langer Tag hemmte die Blütenbildung, kurzer Tag vermochte sie nur herbeizuführen, wenn die Nacht lang war, und die günstige Wirkung der langen Nacht wurde wiederum abgeschwächt, aber nicht völlig aufgehoben, wenn der Tag gleich lang war. In den Versuchen mit 6- und 9stündigem Tag erwies sich sehr große Nachtlänge dann wieder als ungünstig, und zwar beim 6stündigen Tag mehr als bei der 9stündigen Lichtperiode.

Bei allen Zyklen von mehr als 24stündiger Dauer (Nachtlänge 21 bis 42 Stunden) mit 6- und 9stündigem Tag fand Blütenbildung statt; zunehmende Nachtlänge schwächte die Blütenbildung ab. Bei 16stündiger Nacht trat auch mit 16stündigem Tag schwaches Blühen auf.

II. Stellungnahme zu Bünnings Theorie der endonomen Rhythmen.

Zum besseren Verständnis der nachstehenden Erörterungen seien hier kurz *die Bünningschen Vorstellungen über die Zusammenhänge zwischen dem Blühen und der endogenen Tagesrhythmik der Pflanzen dargelegt* (1944 I, II, 1946).

Danach soll die Blütenbildung durch Lichteinfall in die photophile Phase der Rhythmik gefördert, durch Belichtung der skotophilen Phase gehemmt werden. Der Verlauf der inneren Rhythmik läßt sich bei manchen Pflanzen

an den Hebungs- und Senkungsbewegungen ihrer Blätter erkennen. Die photophile Phase fällt stets mit Blatthebung, die skotophile mit Blattsenkung zusammen. Die photophile Phase erstreckt sich von der extremen Nachtstellung der Blätter bis zur extremen Tagstellung, die skotophile umgekehrt. Der Verlauf der Phasen wird durch die Belichtung selbst gesteuert. Bei natürlicher Zykluslänge (24 Stunden) wird bei den Kurztagspflanzen — nur diese interessieren uns hier — die extreme Tagstellung ungefähr 3—9, im Durchschnitt etwa 6 Stunden nach Beginn der Lichtperiode eingenommen (BÜNNING 1944 I).

In den nachstehenden schematischen Darstellungen der Vorgänge, in denen wir BÜNNINGS Beispiel folgen, bildet die extreme Tagstellung immer die unteren Wendepunkte der Kurve; die extreme Nachtstellung (Gipfelpunkte der Kurve) wird im allgemeinen 12 Stunden später, also 18 Stunden nach Beleuchtungsbeginn erreicht. Die photophile Phase wird also durch die absteigenden, die skotophile durch die aufsteigenden Kurvenäste dargestellt. Die Lichtempfindlichkeit ist nach BÜNNING nicht gleichmäßig über die Phasen verteilt, sondern ihr Maximum liegt zur Zeit der größten Geschwindigkeit der Blattbewegung. Die Kurvenwendepunkte sind in Wirklichkeit, also in den von den sich bewegenden Blättern der Pflanzen selbst geschriebenen Kurven, nicht so spitz wie in den nachfolgenden schematischen Darstellungen, sondern meist wesentlich breiter; in der Nähe der Extrempunkte dürfte die Lichtempfindlichkeit also verhältnismäßig gering sein. Das gilt ganz besonders für den Übergang von der extremen Tagstellung in die skotophile Bewegung. Die Blätter *verharren* meistens *stundenlang* in der Tagstellung, so daß der Steilanstieg der Kurve, also die Zone größter negativer Lichtempfindlichkeit, meist erst 8—10 Stunden nach Lichtbeginn einsetzt.

Diese Rhythmik wird auch noch eine Zeitlang beibehalten, wenn die Pflanze weiterhin keinem regelmäßigen 12stündigen Licht-Dunkelwechsel mehr unterworfen ist. Der Beginn der letzten Lichtperiode determiniert bei der auf den 24-Stundenrhythmus eingestellten Pflanze dann die Lage der nächstfolgenden *Tagstellung*, die $6 + 24 = 30$ Stunden nach Lichtbeginn erreicht wird. Wird — wie es bei Licht-Dunkelzyklen von mehr als 24 Stunden Gesamtlänge und relativ langer Dunkelzeit verwirklicht sein kann — das Licht zu einem Zeitpunkt eingeschaltet, in dem sich die Pflanze schon wieder in der skotophilen Phase befindet, so kann dieser Übergang zur Nachtstellung durch die zu spät kommende Belichtung nicht mehr verhindert werden; wohl aber determiniert diese Belichtung eindeutig, daß nach $6 + 24 = 30$ Stunden eine extreme Tagstellung eingenommen wird. Die *Nachtstellungen* sollen nach BÜNNING jeweils die Resultante sein zwischen der von der unmittelbar vorher begonnenen Lichtperiode erstrebten Stellung (also $6 + 12 = 18$ Stunden nach Beginn dieser Lichtperiode) und der von der nächstvorhergehenden Lichtperiode erstrebten Stellung ($6 + 12 + 24$ Stunden).

Fällt bei Zyklen von weniger als 24 Stunden Dauer das Licht frühzeitig in die photophile Phase, so führt es eine extreme Tagstellung nach 6 Stunden herbei; die normalerweise 12stündige photophile Phase kommt also durch die zu früh einsetzende Belichtung nicht zur vollen Entwicklung.

BÜNNING gibt dazu an, daß die Extrempunkte nicht bei allen Arten an der gleichen Stelle liegen müßten, daß es also Artunterschiede im Kurvenverlauf gäbe, und daß es ihm nur auf die Feststellung eines Grundschemas ankomme[1]. Man müßte danach also, um die BÜNNING-

[1] Auf einem Felde mit verschiedenen Sorten von Buschbohnen sahen wir gegen Abend bei gewissen Sorten die Blätter schon weit heruntergeklappt, bei anderen noch in Tagesstellung oder im Übergang zur Nachtstellung; es scheinen also auch bei Rassen einer Art solche Unterschiede vorzukommen.

schen Vorstellungen auf eine bestimmte Pflanzenart anzuwenden, eigentlich erst für diese den Verlauf der inneren Rhythmik prüfen, was natürlich bei Objekten, die keine Blattbewegung zeigen, ein äußerst umständliches Verfahren wäre. Solche Untersuchungen sind zwar für *Kalanchoë Bloßfeldiana* zur Zeit bei uns im Gange, ihre Ergebnisse liegen aber noch nicht endgültig vor. Nun hat ja aber BÜNNING seine Theorie nicht aus der genauen gleichzeitigen Kenntnis sowohl der endogenen Rhythmik wie des Blühens unter verschiedensten photoperiodischen Bedingungen an einer Anzahl als typisch bezeichenbarer Objekte aufstellen können, sondern er hat sich in der Hauptsache an Einzeldaten in der Literatur halten müssen, die dann allerdings neuerlich durch bewußt gerichtete, aber noch durchaus nicht sehr zahlreiche Experimente sehr erfolgreich gestützt werden konnten, so daß man keine Bedenken zu haben braucht, sie auch ohne genaue Kenntnis der eventuell spezifisch verlaufenden inneren Rhythmik auf photoperiodisch gut durchuntersuchte Objekte anzuwenden. Stimmt seine Theorie dann nicht auf das betreffende Objekt, so wäre sie damit durchaus noch nicht als ungültig anzusehen, sondern es müßte dann geprüft werden, ob nicht das betreffende Objekt sich abweichend von der Regel verhält.

Nachstehend wollen wir BÜNNINGS Theorie auf die vorstehend geschilderten Ergebnisse unserer Untersuchungen an *Kalanchoë Bloßfeldiana* anwenden.

24-Stundenzyklus. Im Wechsel von 12 Stunden Licht mit 12 Stunden Dunkelheit fällt, wie Abb. 7, die BÜNNING (1944 I) entnommen ist, zeigt, die Hälfte der skotophilen Phase ins Licht (B, D.). *Kalanchoë Bloßfeldiana* blühte aber noch gut, woraus sich ergibt, daß *Kalanchoë in der ersten Hälfte des Kurvenanstiegs noch nicht sonderlich lichtempfindlich sein kann.* Die Zone des Verharrens, die ja in den schematischen Darstellungen unberücksichtigt bleibt, dürfte sich demnach bei *Kalanchoë* ziemlich weit von dem schematisch festgelegten Ende der photophilen Phase aus nach rechts erstrecken und nur sehr geringe Lichtempfindlichkeit aufweisen. Allerdings wurden die Infloreszenzen bei dem Rhythmus 12:12 später sichtbar als bei 9:15 (in einem bestimmten Fall z. B. bei 12:12 nach 32 Tagen, bei 9:15 nach 27 Tagen und in einem anderen Versuch nach 26 bzw. 23 Tagen)[1]. Eine leichte

[1] Geht man von der Anzahl der schließlich bis zum Abblühen an der Infloreszenz gebildeten Blüten aus, so kann man unter Umständen zum gegenteiligen Ergebnis kommen. Bei den beiden obigen Versuchen war die schließliche Blütenzahl nämlich bei 12:12 114 und 221, bei 9:15 81 und 127. Das hängt, wie auch HAUSCHILD (1943) und BEHRENS (1948) fanden, damit zusammen, daß bei abnehmender Blühtendenz die vegetative Tendenz größer wird und sich sekundär an der Infloreszenz in Steigerung der Achsenlänge und der Blütenzahl auswirken kann. Wir werden auf diese Verhältnis se in einer besonderen Veröffentlichung noch zurückkommen.

Hemmung liegt im 12stündigen Tag also schon vor, aber *die eigentliche skotophile Phase kann bei Kalanchoë erst später als 12 Stunden nach Lichtbeginn einsetzen.*

In Versuchen mit 13:11, die im Versuchsteil oben nicht mit angeführt sind, erhielten wir niemals Blüten (Abb. 8); *die stark ausgesprochene Lichtempfindlichkeit der skotophilen Phase muß ihren Anfang demnach also zwischen 12 und 13 Stunden nach Beleuchtungsbeginn nehmen.* Dabei muß die hemmende Wirkung des Lichtes in dieser kurzen Zone schon so groß sein, daß das *Blühen dadurch völlig unterdrückt* wird.

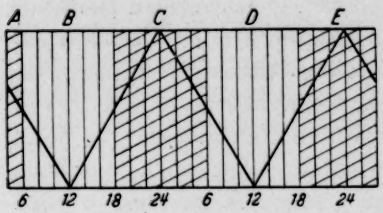


Abb. 7. Schematischer Verlauf der endonomen Rhythmik in 12:12-stündigem Licht-Dunkel-Wechsel. Dunkelperiode schraffiert.

Jede Verlängerung der Belichtungszeit innerhalb des 24-Stundenrhythmus kann die Verhältnisse für das Blühen natürlich nur noch ungünstiger gestalten.

Bei *Verminderung der Tageslänge* deckt sich beim Rhythmus 6:18 das Ende der Belichtung mit dem Ende der photophilen Phase (Abb. 9, *B, D*); jetzt fällt also auch kein Licht mehr in die Verharrungszone und nur fördernde Wirkungen des Lichtes während der photophilen Phase kommen zur Geltung. Die Blühbedingungen müssen jetzt also günstiger sein, was im Experiment auch zutraf.

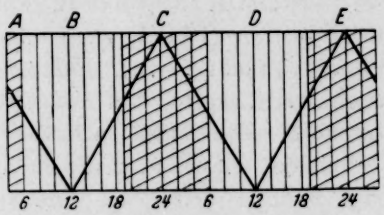


Abb. 8. Wie Abb. 7 für 13:11.

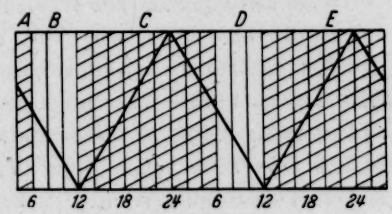


Abb. 9. Wie Abb. 7 für 6:18.

Aber auch bei 7:17 und weiterer Verlängerung des Kurztages ist noch mit gutem Blüherfolg zu rechnen, denn die Lichtempfindlichkeit der jetzt von dem 6 Stunden übersteigenden Licht getroffenen Verharrungszone kann, falls sie überhaupt vorhanden ist, vernachlässigt werden. Damit stimmt überein, daß bei starken Blühimpulsen — wie sie im Hochsommer bei natürlichen Lichtverhältnissen im Gewächshaus herrschen — die Infloreszenzen bei 6—9 Belichtungsstunden mit geringen Abweichungen zur gleichen Zeit sichtbar wurden (Versuch 2), und daß im Winter, wenn der Blühimpuls bei 6stündigem Kurztag noch nicht optimal ist, eine Verlängerung der Lichtperiode sogar noch eine Verkürzung der Blühtermine ergab (Versuch 1); der Licht-

einfall in die Periode des Verharrens wirkte hier also sogar blühfördernd[1].

Diese Befunde decken sich also durchaus mit BÜNNINGS Theorie.

Bei Verringerung der Tageslänge *unter 6 Stunden* (Abb. 10) fällt das Licht zwar immer in die photophile Phase (*B*, *D*), aber die Dauer seiner Einwirkung wird ja zunehmend geringer, somit auch sein fördernder Einfluß, und damit muß, wie Abb. 2 ja gezeigt hat, eine entsprechende Verminderung des Blühimpulses einhergehen.

In den oben mitgeteilten Untersuchungen wurde der Tag bis auf 2 Stunden verringert, in früheren Versuchen (HARDER und GÜMMER 1947) sind wir aber bis auf wenige Minuten, ja selbst *bis auf 1 Sek.* Belichtungszeit heruntergegangen. Auch dann kamen die Pflanzen noch zum Blühen, wobei die Zeit bis zum Sichtbarwerden der Blütenstände weiter zunahm (bei 1 Stunde, 30 Min. und 20 Min. wurden die Infloreszenzen nach 29, 38 und 52 Tagen sichtbar), aber nur bis 10 Min. Kurztag. Dann schien keine weitere Verlängerung des Blühtermins mehr zustande zu kommen, sondern die Infloreszenzen erschienen bei allen Kurzzeiten zwischen 10 Min. und 1 Sek. nach etwa der gleichen Zahl von Tagen. Wenn die Pflanzen aber schon bei nur einer einzigen Sekunde Belichtung zum Blühen kamen, dann kann *der fördernden Wirkung des Lichtes in der photophilen Phase bei Kalanchoë Bloßfeldiana keine große Bedeutung beigemessen werden*. Die ständige Zunahme des Blühimpulses mit zunehmender Länge des Kurztages zeigt zwar, daß eine Förderung zweifellos vorhanden ist, aber schon ein minimaler Bruchteil der günstigst wirkenden Tageslänge genügt, um die Blütenbildung auszulösen. Bei den ganz kurzen Zeiten war dabei überhaupt kein Unterschied im Blühen bei wechselnder Dauer der Belichtung mehr vorhanden.

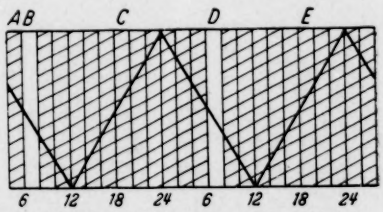


Abb. 10. Wie Abb. 7 für 2:22.

Die Versuche mit den verkürzten Tageslängen wurden zu *verschiedenen Tageszeiten* angesetzt (Abb. 2). Der stärkste Blühimpuls kam immer mittags zustande, sowohl gegen Morgen wie gegen Abend nahm die Wirkung ab. Versuchsgruppen, die in ihrer zeitlichen Anordnung symmetrisch zu 12 Uhr mitteleuropäischer Zeit lagen, zeigten fast gleiche Blühtermine. Das ist zweifellos eine Folge der geringeren morgendlichen und abendlichen Lichtintensität. Außer der Belichtungszeit

[1] Die Abkürzung des Blühtermins durch Verlängerung des Tages könnte dabei zum Teil sekundärer Natur sein, indem bei stärkerem Licht durch gesteigerte Photosynthese mehr Baumaterial zur rascheren Abwicklung der erforderlichen Wachstums- und Entwicklungsvorgänge vorläge.

spielt also *auch die Intensität des Lichtes eine durchaus beachtliche Rolle*. Natürlich besagt diese Feststellung nichts gegen die BÜNNINGsche Theorie.

Ebenfalls mit BÜNNINGS Ansichten ohne weiteres vereinbar ist die Tatsache, daß die Pflanzen mit *Morgenbeleuchtung die gleichen Blühtermine* aufwiesen wie die mit *Nachmittags-* und *Abendbeleuchtung*[1] (Abb. 2). Das kann auch nach BÜNNINGS Theorie nicht anders sein. Denn die Pflanzen haben natürlich kein absolutes Zeitgefühl, sondern sie stellen nach BÜNNING ihre innere Rhythmik bei Einbringung in neue Belichtungsrhythmen bald auf die neuen Verhältnisse um. So fiel bei sämtlichen Gruppen des in Abb. 2 dargestellten Versuchs das Licht ausschließlich in die photophile Phase (Abb. 11). Würde eine solche Umstellung der endonomen Rhythmik nicht stattfinden, so müßten BÜNNINGS Vorstellungen zufolge die Pflanzen mit Abendbelichtung natürlich Hemmungen aufweisen, weil bei ihnen das Licht nicht mehr in die photophile Phase fiele.

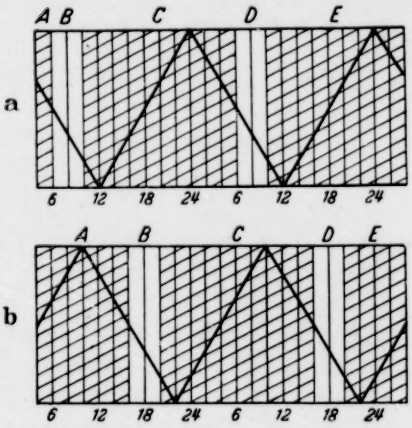


Abb. 11a u. b. Wie Abb. 7 für 4:20. Obere Kurve Belichtung von 6—10 Uhr, untere Kurve Belichtung von 16—20 Uhr.

Versuche, die Morgen- bzw. Abendbelichtung nur so wenige Tage einwirken zu lassen, daß innerhalb der Versuchszeit keine Umstellung stattfand, mißlangen, da bei 1—3 Versuchstagen keine Blüten auftraten bzw. die wenigen Exemplare starke Streuung im Erscheinen der Infloreszenzen zeigten. Bei 5 und 7 Versuchstagen war bei den Morgen- und Abendgruppen die Blühintensität gleich stark, die Umstellung war bei ihnen also offenbar schon vollzogen.

Die Umstellung der inneren Rhythmik auf die neuen Verhältnisse wurde in Versuch 4 dadurch vermieden, daß die morgens oder gegen Abend gegebenen Kurztage nicht direkt aufeinander folgten, sondern daß 1 oder 2 *Langtage dazwischengeschaltet* wurden. Die dabei resultierende Verteilung der BÜNNINGschen Phasen ist aus Abb. 12 zu ersehen. Die Abbildung bezieht sich auf eine 4stündige Lichtperiode zu verschiedenen Tageszeiten bei Zwischenschaltung eines Langtages.

Die Kurven kommen folgendermaßen zustande: Bei Aufenthalt im Langtag mit Lichteinschaltung um 6 Uhr (Abb. 12a) wird die extreme Tagstellung nach 6 Stunden mittags 12 Uhr im Felde B der Abbildung erreicht, die extreme Nachtstellung 12 Stunden später, also um 24 Uhr (*C*). Das nächste Tagmaximum wird dann sowohl durch die Belichtung am ersten Tag (*B*) wie auch durch die um 6 Uhr beginnende Belichtung des zweiten Tages (*D*) auf 12 Uhr (*E*) festgelegt.

Bei Einschaltung des 4stündigen Kurztages um 6 Uhr des zweiten Tages (*D*) ändert sich nichts im Kurvenverlauf. Das *Kurztags*licht

[1] Gelegentlich waren die Blühwerte der Nachmittagsgruppen ein wenig verzögert, im Mittel aus allen Versuchen ergab sich aber nur ein Unterschied von 0,7 Tagen zugunsten der Vormittagsbelichtung.

fällt in die photophile Phase, muß also günstig wirken. An den zwischengeschalteten Langtagen (*F*) fällt allerdings Licht in die zweite Hälfte der skotophilen Phase und muß hier blühhemmend wirken. Ob diese hemmende Wirkung oder die fördernde am Kurztag überwiegt, läßt sich nicht sicher voraussagen. Der Versuch gab die Antwort zugunsten der Hemmung: sämtliche 90 Pflanzen, die in den Versuchen der Tabellen 2 und 3 morgens um 6 Uhr mit 1 oder 2 zwischengeschalteten Langtagen 4, 6 oder 8 Stunden Licht erhielten, blieben vollkommen vegetativ. *Diese Störung im Blühen beruht also nicht auf den Verhältnissen am Kurztag sondern auf denen am Langtag.* Die günstige Wirkung am Kurztag vermochte die ungünstige am Langtag also nicht zu überstimmen.

Liegt der Kurztag von 8—12 Uhr (Abb. 12b), so fällt das Kurztagslicht wieder in die photophile Phase (*D*), aber näher an der höchsten Tagstellung. Eine Änderung am Blühergebnis ist dadurch nicht zu erwarten, es sei denn, daß die mit Verminderung der Geschwindigkeit der Blattbewegung nahe am Wendepunkt verbundene Abnahme der Empfindlichkeit der photophilen Phase sich ungünstig auswirke. Die extreme Nachtstellung im Anschluß an den Langtag (*G*) tritt zur gleichen Zeit wie bei der Serie a ein, das Nachtmaximum hinter dem Kurztag (*E*) wird dagegen um 1 Stunde hinausgeschoben. [Seine Lage wird einerseits durch den Lichtbeginn am voraufgegangenen Langtag (*B*) um 6 Uhr bestimmt (6 + 12 + 24 Stunden = 24 Uhr in der Langnacht E) und andererseits durch den Lichtbeginn um 8 Uhr am Kurztag *D* (6 + 12 Stunden = 2 Uhr in der Langnacht E); deren Resultante ist 1 Uhr in der Langnacht E. Das Nachtmaximum schiebt sich mit dem Vorrücken des Kurztages um 2 Stunden also um 1 Stunde hinaus (entsprechend rückt es auch bei den weiteren Verlagerungen des Kurztages vor).] Die 5 Stunden später um 6 Uhr am Langtag F beginnende Belichtung determiniert dann das Tagmaximum schon wieder auf 12 Uhr; *die photophile Phase* hat also zu ihrer Entwicklung nicht 12, sondern *nur 11 Stunden Zeit*, was eine gewisse *Verschlechterung der Blühbedingungen* bedeutet. Es ist also kein besseres, sondern ein schlechteres Blühergebnis zu erwarten. *Im Versuch war es aber sehr ausgesprochen besser:* die Hemmung durch den eingeschalteten Langtag wurde vollkommen durch den Kurztag überwunden und die Pflanzen kamen zum Blühen!

Bei Belichtung von 10—14 Uhr (Abb. 12c) ist das Licht weiter aus der photophilen Phase in das Gebiet des Verharrens verschoben (*D*), und die photophile Phase am Langtag (*F*) ist um eine weitere Stunde verkürzt. Es *müßte* also eine abermalige *Verschlechterung* im Blühen eintreten, *während der Versuch eine weitere Verbesserung brachte.*

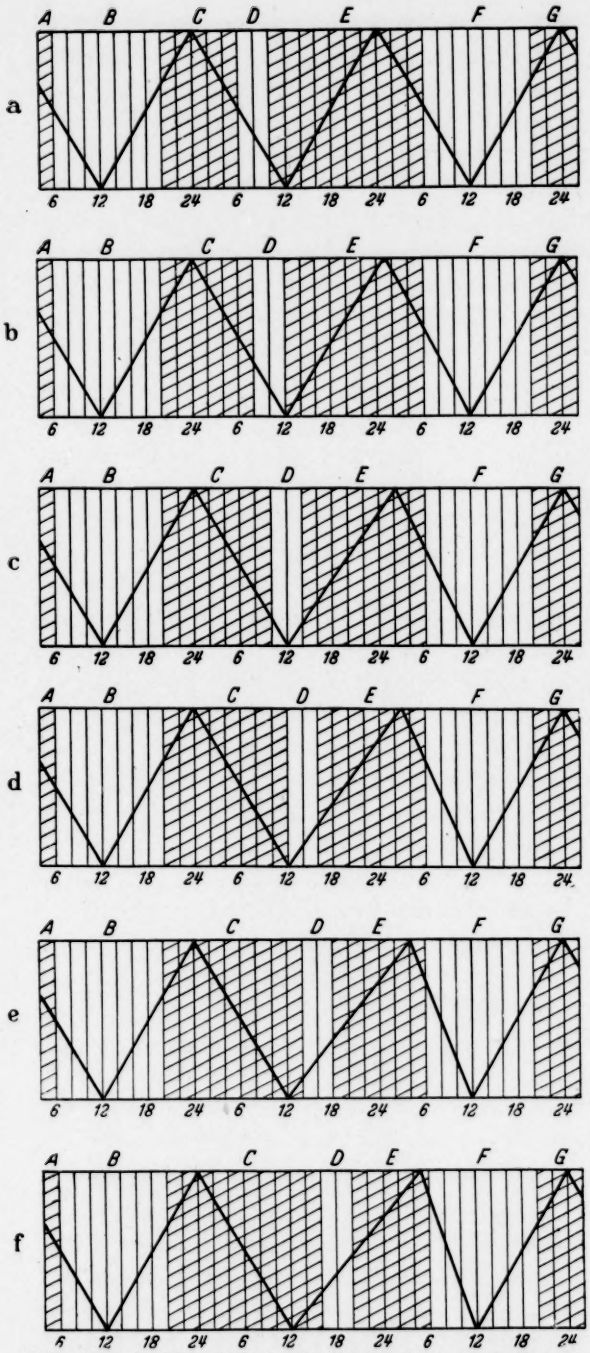


Abb. 12a—f. Wie Abb. 7 für 4:20 mit eingeschaltetem Langtag von 6—20 Uhr. Lage des Kurztages zwischen 6—10 und 16—20 Uhr (a 6—10, b 8—12, c 10—14, d 12—16, e 14—18, f 16—20).

Dieser Anstieg im Blühen war auch schon bei Lichteinschaltung um 9 Uhr vorhanden, wo allerdings nicht im 4-, sondern im 6stündigen Kurztag erstmalig auch die hemmende Wirkung der zweimaligen Langtagseinschaltung durch den Kurztag überwunden wurde (Tabelle 3). Auch bei der Belichtung ab 10 Uhr blühten die Pflanzen mit zwei zwischengeschalteten Langtagen.

Setzt die Kurztagsbelichtung erst mittags ein, so bekommt die photophile Phase natürlich überhaupt kein Licht mehr (Abb. 12 d, *D*), sondern nur noch die Zone des Verharrens, und das Nachtmaximum ist auf 3 Uhr verschoben (*E*), die photophile Phase in *F* also weiter verkürzt — also eine *weitere Herabsetzung der für das Blühen förderlichen Bedingungen. In der Tat war das Blühergebnis jetzt etwas schlechter* als bei Belichtungsbeginn um 10 Uhr.

Einschaltung des Lichtes um 14 bzw. 16 Uhr (e, f) verschob den Lichteinfall am Kurztag immer weiter in die skotophile Phase hinein und schränkte die

Entfaltung der photophilen Phase weiter ein. *Die Blühtendenz ging dementsprechend zurück.*

Konstruiert man auch für den 6- und 8stündigen Tag die Kurven des Phasenverlaufs, so kommt man zu dem gleichen Resultat wie beim Vierstundentag. Auch die Versuche mit zwei eingeschobenen Langtagen ergaben nichts wesentlich anderes; bei ihnen kommt nur noch die Hemmung durch den zweiten Langtag hinzu.

In den Nachmittagsstunden entsprach das Ergebnis also den Erwartungen, die man aus Bünnings *Theorie ziehen muß, in den Vormittagsstunden hingegen war das Resultat den Voraussagen genau entgegengesetzt.*

Zweifellos spielten bei diesen Versuchen mit verschiedenem Beginn der Lichtperiode auch die oben schon erwähnten Unterschiede in der Lichtintensität eine Rolle (Versuch 2). Aber sie können nicht ausschlaggebend gewesen sein. Dafür spricht z. B., daß die Pflanzen bei Belichtung von 8—12 Uhr (Vierstundentag) blühten, bei Exposition von 6—12 Uhr (Sechsstundentag) aber nicht. Die zweite Gruppe erhielt ja außer dem bereits zum Blühen ausreichenden 4stündigen Licht zwischen 8 und 12 Uhr noch zusätzlich 2 Stunden Licht von 6—8 Uhr, das zwar schwächer war, aber insgesamt doch günstig wirken mußte. Verlängerung der Belichtung bis 14 Uhr (also insgesamt von 6—14 Uhr) konnte den ungünstigen Effekt der um 6 Uhr beginnenden Belichtung nicht aufheben, während andererseits die gegenüber der Exposition von 6—14 Uhr stark verkürzte Belichtung von 10—14 Uhr zum Blühen führte. Auch nachmittags lagen teilweise ähnliche Verhältnisse vor. So blühten die Pflanzen bei Belichtung von 14—18 Uhr; bekamen sie dazu aber noch 2 weitere Stunden — wenn auch schwächeres — Licht, so unterblieb die Blütenbildung. Eine Intensitätsfolge kann es ferner nicht sein, wenn sich bei Pflanzen, die bei Belichtung von 14—18 Uhr blühten, bei Ausdehnung der Belichtung auf 12—20 Uhr eine 33%ige Verminderung der blühenden Exemplare ergab. *Einfache Folgen der Intensitätsänderung des Lichtes können hier also nicht ausschlaggebend sein.*

Wie weit die Bünningschen Vorstellungen mit dem Resultat der eben erwähnten Rhythmen übereinstimmen, ist außer aus Abb. 12 auch noch aus Abb. 13 zu entnehmen.

In dem Verhalten der Pflanzen in den Beleuchtungsgruppen 14—18 Uhr (blühend) und 14—20 Uhr (nicht blühend) könnte man zunächst einen Beleg für die Anwendbarkeit der Bünningschen Theorie sehen. Der Kurvenverlauf (Abb. 13a, b) ist bei beiden völlig gleich, ein Unterschied besteht lediglich in der Lichtwirkung am Kurztag (*D*), der bei den von 14—20 Uhr beleuchteten Pflanzen (b) 2 Stunden weiter in die skotophile Phase fällt. In der Zeit von 14—16 Uhr müssen die Pflanzen am Kurztag offenbar noch im Zustand des Verharrens sein, denn die Gruppe, die von 14—18 Uhr Licht erhielt, blühte ja vollständig, wenn auch verzögert. Es ist natürlich nach dem Verhalten im 12:$\underline{12}$- und 13:$\underline{11}$-Rhythmus durchaus möglich, daß die Lichtempfindlichkeit der skotophilen $\overline{\text{Phase}}$ zwischen 6 und 8 Stunden nach dem Tagesmaximum, d. h. zwischen 18 und 20 Uhr beginnt, womit das Nichtblühen der am Kurztage von 14—20 Uhr belichteten Pflanzen im Bünningschen Sinne erklärt wäre.

Nicht ganz verständlich ist dann allerdings das Verhalten der von 12—20 Uhr belichteten Gruppe. Ihr Kurvenverlauf (Abb. 13c) ist nur geringfügig anders als bei den Gruppen 14—18 Uhr und 14—20 Uhr: das Nachtmaximum hinter dem Kurztag liegt 2 Stunden früher (in *E*), wodurch die Verkürzung der folgenden photophilen Phase geringer wird; da sie aber in den hemmenden Langtag fällt,

kann sie keine positive Wirkung herbeiführen. Die Belichtung in den ersten Stunden der Verharrungsperiode direkt im Anschluß an den Wendepunkt am Kurztag kann auch nicht blühbegünstigend wirken, so daß es mit BÜNNINGS Theorie schwer erklärlich ist, wie das etwas bessere Blühen bei Belichtung von 12—20 Uhr gegenüber 14—20 Uhr zustande kommt.

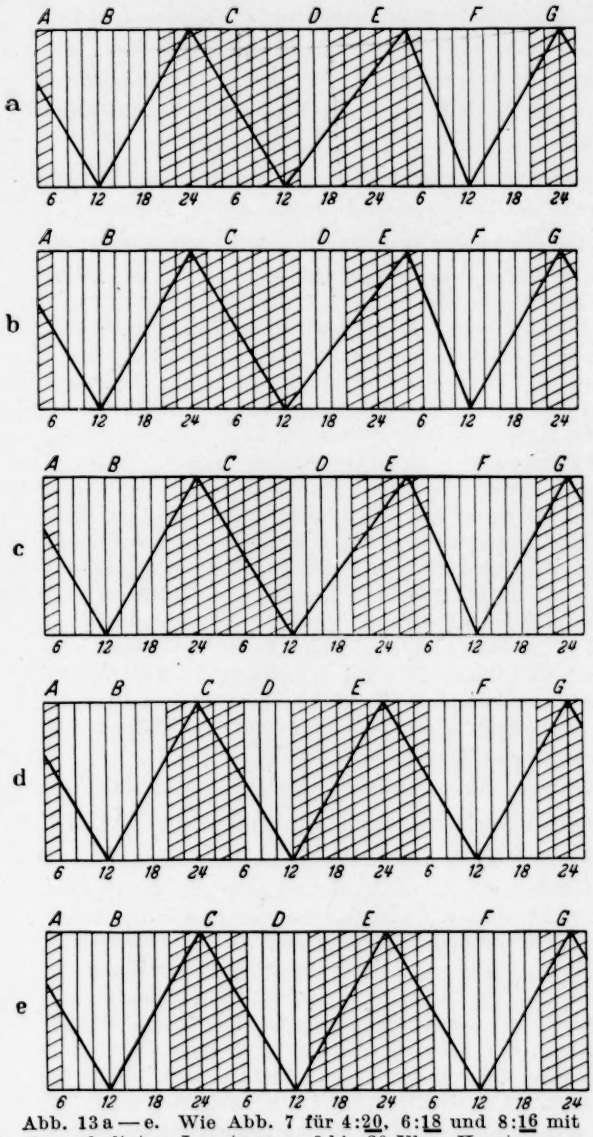


Abb. 13a—e. Wie Abb. 7 für 4:20, 6:18 und 8:16 mit eingeschaltetem Langtag von 6 bis 20 Uhr. Kurztag von 14—18 (a), 14—20 (b), 12—20 (c), 6—12 (d) und 6—14 Uhr (e).

Bei den Morgengruppen unterscheidet sich der Kurvenverlauf bei Belichtung von 6 bis 12 Uhr (Abb. 13d) nur sehr wenig von dem bei 8—12 Uhr (Abb. 12b): die photophile Phase bekommt von 8—12 Uhr am Kurztag (*D*) 2 Stunden weniger Licht, und der Kurvengipfel in der langen Nacht (*E*) ist um 1 Stunde nach rechts verschoben, so daß die photophile Phase am Langtag um 1 Stunde verkürzt ist. Beide Änderungen sind zwar nur gering, aber im BÜNNINGschen Sinne hemmend (wenn auch wenig). *Keinesfalls können sie aber die Ursache dafür sein, daß die von 6—12 Uhr belichteten Pflanzen überhaupt nicht, die von 8—12 Uhr ins Licht gebrachten aber 100%ig blühten.*

Auch das gegensätzliche Verhalten der von 6—14 Uhr (nichtblühend) und von 10—14 Uhr (blühend) belichteten Gruppen ist mit BÜNNINGS Vorstellungen nicht erklärbar. Die Kurvenverläufe (Abb. 13e

und Abb. 12c) gleichen sich bis auf die Verlagerung des Nachtmaximums hinter dem Kurztag (in *E*) um 1 Stunde bei Belichtung von 10—14 Uhr und der sich daraus ergebenden Verkürzung der anschließenden photophilen Phase in *E*/*F*, die aber wieder in den Langtag fällt und daher keine Bedeutung haben kann. Die Pflanzen im Kurztag von 6—14 Uhr haben gegenüber denen mit der Beleuchtung von 10—14 Uhr im Bünningschen Sinne den Vorzug, daß sie 4 Stunden mehr Licht in der photophilen Phase haben — und *trotzdem blühten sie nicht*, während die von 10—14 Uhr belichteten alle Blüten bildeten. Die Lage ist hier also genau so wie bei den von 6—12 bzw. 8—12 Uhr belichteten Pflanzen.

Zyklus kürzer als 24 Stunden. In Abb. 14 sind die Kurvenschemata bei *Zyklen unterhalb 24 Stunden* wiedergegeben. Bei ihnen sind keinerlei Diskussionen über eventuelle Beeinflussung der Ergebnisse durch Intensitätsänderungen erforderlich, da sie bei intensitätskonstantem künstlichen Licht gemacht worden sind. Von den Kurven sind die für den Hell-Dunkel-Wechsel 12:12 (Abb. 7), 9:9, 8:8 und 6:12 Bünning (1944 I) entnommen. Sie zeigen, daß bei Verkürzung der Gesamtperiode unter 24 Stunden die Phasenentfaltung gehemmt wird.

Bei 12:12 findet noch volle Phasenentfaltung statt. Das Licht fällt, wie wir schon erörterten, in die ersten 6 Stunden der skotophilen Phase, übt hier aber, da alle Pflanzen normal blühten, wie schon konstatiert, keine oder nur sehr geringe hemmende Wirkung aus. Bei 11:11 wird durch den „vorzeitigen" Lichteinfall die photophile Phase um 2 Stunden gekürzt; die Versuchspflanzen zeigten eine deutliche Reduktion in der Blühintensität. Mit jeder weiteren Verkürzung der Licht- und der Dunkelzeit um 1 Stunde erfährt die photophile Phase eine Abkürzung um 2 Stunden; dementsprechend nahm bei den Pflanzen die Blühleistung ständig ab (Tabelle 4); 10:10 blühte schon nur noch sehr schwach und 9:9 überhaupt nicht mehr. Bei 8:8 und ebenso bei 6:10 fiel dann auch noch Licht in das Ende der skotophilen Phase, was nach Bünning eine weitere Hemmung bewirken muß. Das Nichtblühen der Pflanzen stimmt gut damit überein.

Nach dem negativen Ergebnis von 9:9 muß man nun aber auch Nichtblütenbildung bei 6:12 erwarten. Die Kurvenverläufe bei diesen beiden Rhythmen (Abb. 14c, f) unterscheiden sich lediglich darin, daß bei 6:12 die 3 Stunden Belichtung am Beginn der skotophilen Phase wegfallen. Diese rief aber bei 12:12, obgleich sie sich dort über 6 Stunden erstreckte, keine Unterdrückung des Blühens hervor, folglich kann sie auch bei 9:9 nur wirkungslos sein. Das Nichtblühen von 9:9 kann im Sinne Bünnings nur durch die Verkürzung der photophilen Phase bedingt sein, nicht durch den Lichteinfall in den Beginn der

skotophilen Phase. Denn dieser wird von 12:12 gegen 9:9 und 8:8 dauernd unbedeutender, während die negative Blühtendenz und zugleich die Abkürzung der photophilen Phase ständig zunimmt. *Die Pflanzen in 6:12 sollten daher genau so wenig blühen wie die in 9:9, während sie in Wirklichkeit genau so gut blühten wie die in 12:12 — was im übrigen bei der starken Verkürzung der photophilen Phase auch wieder nicht verständlich ist.*

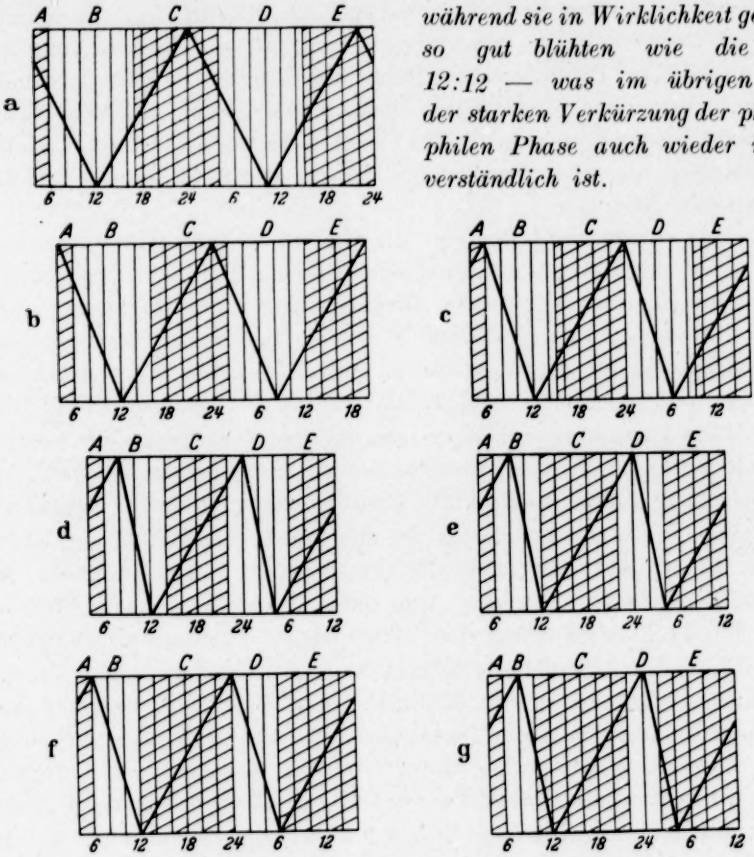


Abb. 14 a—g. Wie Abb. 7 für Zyklen unter 24 Stunden [11:11 (a), 10:10 (b), 9:9 (c), 8:8 (d), 6:10 (e), 6:12 (f) und 4:12 (g)].

Noch widersprechender sind die Blühergebnisse und die Kurvenbilder zwischen den Rhythmen 5:12 und 4:12 und gewissen anderen. Bei 4:12 z. B. müßte bei der starken Störung der Phasenentfaltung und dem Lichteinfall in das Ende der skotophilen Phase (Abb. 14g) die gleiche Hemmung auftreten wie bei 6:10. Trotzdem blühten die Pflanzen in 4:12 zwar verspätet, aber normal, die in 6:10 dagegen gar nicht. Schwer verständlich ist auch, daß die Pflanzen in 4:12, einem von 24 Stunden stark abweichenden Zyklus mit *sehr* starker Phasenverkürzung, überhaupt noch zum Blühen kamen, nachdem der Wechsel

11:11 mit seiner nur geringen Phasenverkürzung durch diese bereits eine merkliche Einschränkung im Blühen aufweist.

Auch bei den Zyklen, die kürzer als 24 Stunden sind, finden sich also Resultate, auf die BÜNNINGS Theorie nicht anwendbar ist.

Zyklus länger als 24 Stunden. Für die *Zyklen von mehr als 24 Stunden Dauer* sind die Kurven des Phasenverlaufs in Abb. 15 wiedergegeben.

Bei der Kontrollserie 6:18 (Abb. 9), deren Zyklenlänge also 24 Stunden ist, fällt das Licht immer in die zweite Hälfte der photophilen Phase. Die Blühbedingungen sind also sehr günstig, was auch im Ergebnis zum Ausdruck kam (Tabelle 5).

Bei 6:24 rückt das Nachtmaximum als Resultante aus den beiden Lichtbeginnen von der zweiten Nacht an auf 9 Stunden nach Anfang der 24stündigen Dunkelheit in E und G (6 Uhr bei A/B + 6 + 12 + 24 Stunden = 24 Uhr in E; 12 Uhr bei C/D + 6 + 12 Stunden = 6 Uhr in E; Mittel 3 Uhr in E), das Tagmaximum deckt sich mit dem Ende der Dunkelperiode (Abb. 15a). Die 6stündige Belichtung trifft daher den ersten Teil der skotophilen Phase, d. h. das Verharren, und müßte etwa gleichen Blüheffekt hervorbringen wie der Rhythmus 12:12, falls das völlige Fehlen von Licht in der photophilen Phase nicht etwa hemmend wirkt. Die Blütenbildung entsprach diesen Erwartungen (Tabelle 5).

Bei 6:30 ist der Kurvenverlauf infolge der sehr langen Dunkelperiode nicht genau zu errechnen, weil bei so langen Perioden weder eine vollständige Einregulierung der inneren Rhythmik auf die Außenrhythmik möglich ist, noch die ursprüngliche 24-Stundenrhythmik ganz rein zutage tritt (BÜNNING 1944 I, S. 173). Da BÜNNING selbst aber in einem bestimmten Fall (Versuche SNYDERS) seine Resultantenkonstruktion auch für lange Perioden anwendet (BÜNNING 1944 I, S. 176), so glauben wir entsprechend verfahren zu dürfen. Dann trifft bei zunehmender Dehnung der Gesamtkurve der Lichteinfall in die Mitte der skotophilen Phase (Abb. 15b, *D*, *F*). *Das sollte völlige Unterdrückung des Blühens zur Folge haben.* Acht von den 9 Versuchspflanzen *kamen aber*, wenn auch erst spät, *zur Blütenbildung* und die 9. brachte immerhin noch eine „vegetative Infloreszenz" hervor, war also auch nicht rein vegetativ.

Im 6:42-Rhythmus kann nicht mehr mit einer Einstellung der inneren Rhythmik gerechnet werden; die Pflanze wird also im 24-Stundenrhythmus schwingen, wobei an jedem zweiten Tag das Licht in die zweite Hälfte der photophilen Phase fällt (Abb. 15c, *D*). Dieser günstigen Wirkung steht das Fehlen von Licht während 42 Stunden entgegen, wodurch immer nur jede zweite photophile Phase Licht bekommt. Dem kann aber kaum eine wesentliche Hemmwirkung zugeschrieben werden: es fällt ja nur die nach unseren ganzen

Erfahrungen nicht sehr gewichtige günstige Wirkung für eine der photophilen Phasen weg, die skotophile Phase bleibt dagegen während der gesamten Versuchsdauer im Dunkeln. Mit Ausnahme dieses Fortfalls jeder zweiten Belichtung deckt sich das Kurvenbild völlig mit dem der 6:18-Rhythmik. Man darf daher mit einem gegenüber 6:18 nur geringfügig abgeschwächten Blüherfolg rechnen, der stärker sein

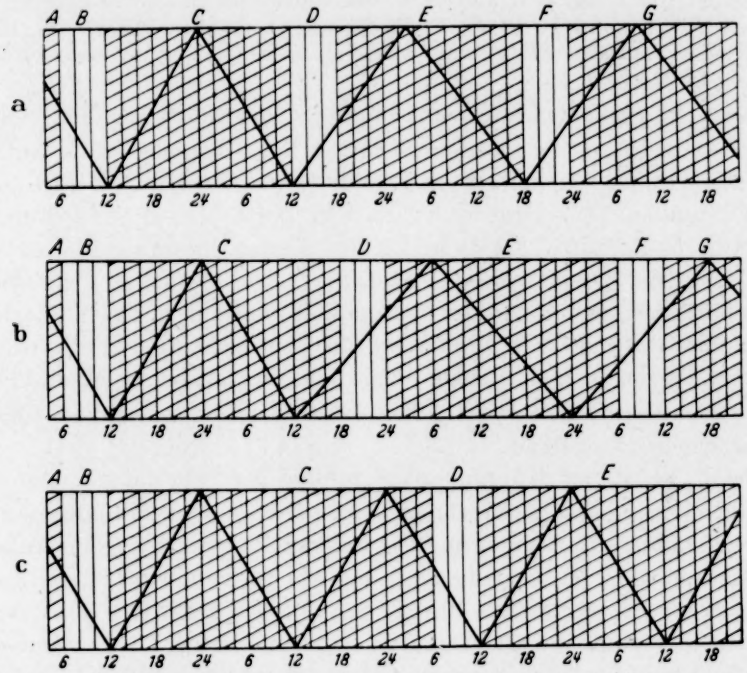


Abb. 15 a—c. Wie Abb. 7 für Zyklen von mehr als 24 Stunden mit 6stündigem Kurztag. [6:24 (a), 6:30 (b), 6:42 (c)].

dürfte, als der im Rhythmus 6:24. Tatsächlich blühten die Pflanzen auch, aber schlechter als im Wechsel 6:24.

Wenn diese Versuche mit langer Nacht bei 6stündigem Tag also auch nicht direkt gegen die BÜNNINGsche Theorie sprechen, so bilden sie sicherlich aber auch keine starke Stütze für sie.

In der Versuchsserie mit *9 Stunden Belichtung* und wechselnder Dunkelperiode lassen sich die Kurven für den Rhythmus 9:15 und 9:21 sicher konstruieren (Abb. 16a, b).

Im 9stündigen Kurztag mit normaler, die Gesamtperiode zu 24 ergänzender Dunkelstundenzahl (15) fällt das Licht in die zweite Hälfte der photophilen Phase und einen kleinen Teil des Verharrens (Abb. 16a), wodurch erfahrungsgemäß sehr günstige Blühbedingungen

für *Kalanchoë* gegeben sind. Die Pflanzen blühten in manchen Versuchen noch etwas besser als beim Wechsel 6:18 (Abb. 9), wodurch erneut eindeutig erhärtet wird, daß Belichtung in den ersten Stunden nach dem konstruierten Tagesmaximum keinesfalls hemmend wirkt.

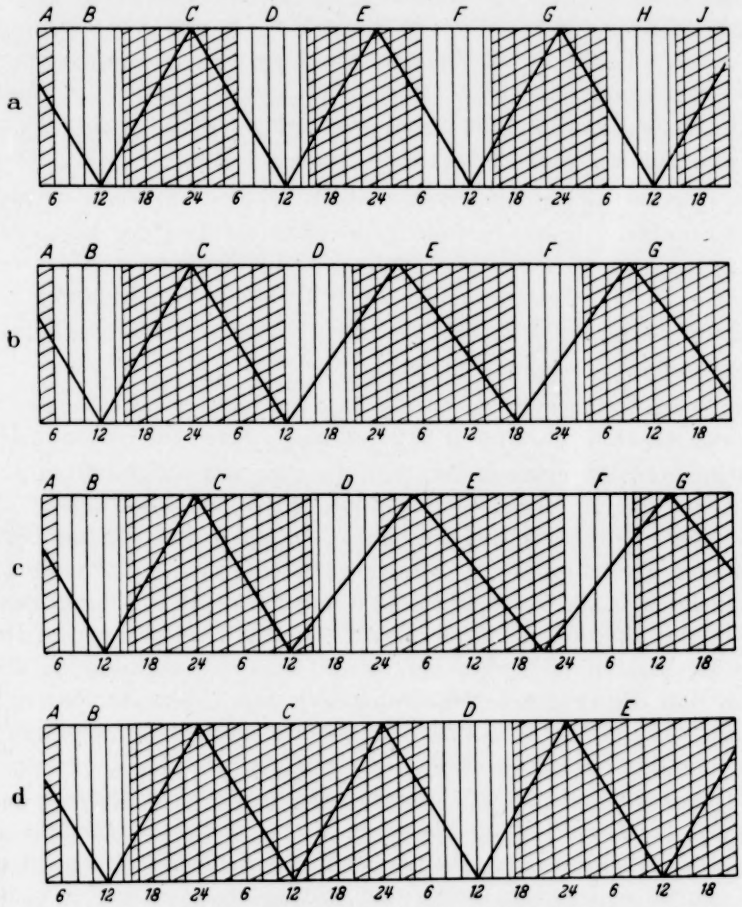


Abb. 16 a—d. Wie Abb. 7 für Zyklen von mehr als 24 Stunden Dauer mit 9stündigem Kurztag. [9:15 (a), 9:21 (b), 9:24 (c), 9:39 (d)].

Bei 21stündiger Dunkelperiode (b) setzt das Licht 6 Stunden später ein als beim Rhythmus 9:15. Die photophile Phase bekommt daher kein Licht mehr, sondern nur die skotophile, und zwar bis in deren zweite Hälfte hinein, wodurch [man denke an 13:11 (Abb. 8) mit ähnlichem Verlauf der skotophilen Phase] eine Hemmung entstehen muß, die das Blühen bedeutend schwächen müßte gegenüber 9:15 wie auch 6:24. 9:15 blühte auch tatsächlich besser, die erwartete Hemmung gegenüber 6:24 ließ sich dagegen nicht erkennen.

Bei 24stündiger Dunkelperiode wird die Kurvenkonstruktion schon wieder etwas unsicher. Bei Anwendung der üblichen Regel ergibt sich ein Bild (Abb. 16c) *mit ausgesprochen schlechter Prognose:* Lichteinfall bis gegen das Ende der skotophilen Phase. Die Pflanzen blühten zwar schlechter als die anderen beiden Gruppen mit 9stündigem Tag und 15—21stündiger Nacht, aber sie kamen noch *ohne Ausnahme zum Blühen.* Die Blütenbildung war auch durchaus nicht, wie man erwarten sollte, bedeutend schlechter als bei 6:24, sondern sie stand diesem Rhythmus nur unwesentlich nach. Als Stütze für BÜNNINGS Theorie läßt sich dieser Zyklus daher nicht verwenden.

Im Wechsel 9:39 schließlich (Abb. 16d) dürften die Pflanzen normalen Rhythmenablauf haben, wodurch der sensible Teil der skotophilen Phase völlig aus der Beleuchtung herausbleibt. Wenn trotzdem — entsprechend dem Verhalten im Wechsel 6:42 — die Blütenbildung nicht besser war als bei 9:24, so ist auch dieses Verhalten schwerlich mit den BÜNNINGschen Vorstellungen deutbar.

Von den Zyklen von mehr als 24 Stunden Dauer sprechen vor allem die Rhythmen 6:30 und 9:24 so lange gegen die BÜNNINGschen Vorstellungen, bis erwiesen ist, daß die von uns aufgestellten Konstruktionen für *Kalanchoë* falsch sind. Schwingt die Pflanze aber tatsächlich in der gezeichneten Weise, so dürften in diesen beiden Rhythmen überhaupt keine Blüten auftreten, denn das Licht fällt ausschließlich in die skotophile Phase und zwar auch in deren zweite Hälfte. Die photophile Phase befand sich dabei vollständig im Dunkeln. Es handelt sich also bei diesen Versuchsanordnungen nicht darum, daß die erwartete Hemmung sich gegenüber der fördernden Wirkung der photophilen Phase nicht durchgesetzt hätte, sondern, da es eine Förderung durch die im Dunkeln ablaufende photophile Phase gar nicht geben kann, darum, *daß das Blühen überhaupt nur durch den Lichteinfall in die skotophile Phase zustande gekommen sein kann.* Die Belichtung der skotophilen Phase muß hier also nicht nur nicht gehemmt, sondern direkt die Blütenbildung ausgelöst haben, und zwar in demjenigen Teil ihres Verlaufes, der gerade die stärkste negative Lichtsensibilität besitzen soll.

Zur Anwendung der BÜNNINGschen Theorie könnte man die Annahme machen, daß die hemmende Zone der skotophilen Phase erst in nächster Nähe ihres Endes läge. Da sich ihr erster Teil ja weitgehend als lichtunempfindlich erwiesen hat (Gebiet des Verharrens), so wäre eine solche Möglichkeit wohl denkbar. Dem widerspricht aber das Verhalten im Langtag von mehr als 13 Stunden innerhalb des normalen 24stündigen Zyklus. Aus Abb. 8 ergibt sich, daß dabei das Licht sich nicht weit bis in die zweite Hälfte der skotophilen Phase

erstreckt, wobei aber das Blühen in Tausenden von Ansätzen ausgeblieben ist. Wenn man überhaupt an BÜNNINGs Deutung festhalten will, muß man also den Beginn der Hemmwirkung durch das Licht kurz hinter die Mitte der skotophilen Phase legen.

Aber sogar im alleräußersten Teil des skotophilen Kurvenastes übt eine Belichtung durchaus nicht immer unüberwindliche Hemmungen aus. Aus Abb. 17 des 16:16-Rhythmus (aus BÜNNING 1944 I übernommen) ersieht man, daß bei diesem Licht-Dunkelwechsel die gesamte Strecke zwischen Tages- und Nachtmaximum mit Ausnahme der ersten 2 Stunden Licht erhält. BÜNNING schreibt dieser ganzen Zone denn auch stark hemmende Wirkung zu. *Trotzdem kamen unsere*

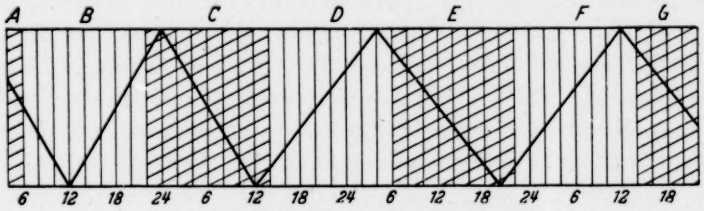


Abb. 17. Wie Abb. 7 für 16:16.

Versuchspflanzen zum Blühen! Von 4 Pflanzen blieb zwar eine vegetativ und die blühenden waren stark verlaubt, aber gänzlich unterdrückt wurde die Blütenbildung durch diesen Lichteinfall in das äußerste Ende der skotophilen Phase nicht.

Zusammenfassend kann man also sagen: *Es gibt bei Kalanchoë auf der gesamten Länge der skotophilen Phase keine Stelle, deren Belichtung unter allen Umständen das Blühen unterdrückte; in bestimmten Fällen, bei denen die photophile Phase völlig im Dunkeln blieb, wirkte die Belichtung der skotophilen Phase sogar blühauslösend.*

Die vorstehend durchgeführten Konstruktionen des inneren Phasenverlaufs fußen auf den Folgerungen, die BÜNNING aus den bisher bekannten Tatsachen über die „Schlafbewegungen" der Pflanzen gezogen hat. *Kalanchoë Bloßfeldiana* führt keine sicher greifbaren Blattbewegungen aus, es ist daher vorläufig noch gänzlich unsicher, ob *Kalanchoë* überhaupt eine innere Rhythmik hat und wenn ja, ob sie den gleichen Gesetzen folgt wie die Objekte, aus denen BÜNNING seine Schlüsse abgeleitet hat. Insofern besagen also, wie oben schon gesagt, unsere negativen Befunde überhaupt nichts gegen BÜNNINGs Theorie. Da *Kalanchoë* aber doch wohl als ein photoperiodisch normal reagierendes Objekt gelten darf und andererseits die BÜNNINGsche Theorie nicht für einige Spezialfälle erdacht ist, so muß man es mindestens als unerwartet bezeichnen, daß BÜNNINGs Vorstellungen für *Kalanchoë* in vielen Fällen versagen.

Man könnte zweifellos Hilfsmaßnahmen einführen.

So könnte man z. B. annehmen, daß die durch eine Belichtung ausgelöste Schwingung der inneren Rhythmik nur für die Dauer eines Zyklus, also 24 Stunden, anhielte und dann rasch abklänge oder so schwach würde, daß sie bei erneuter Belichtung sofort wieder in eine nun diesem neuen Impuls folgende Schwingung umgewandelt würde. Dadurch ließen sich z. B. solche Fälle verstehen, bei denen nach relativ langer Dunkelheit das Licht in die skotophile Phase fällt. Diese wäre dann also gar keine skotophile, sondern schon wieder eine photophile Phase. Aber einerseits ließe sich damit auch nicht jeder Fall erklären, und andererseits würde ein sehr wesentlicher Punkt der BÜNNINGschen Theorie, nämlich die Abhängigkeit der reproduktiven und vegetativen Entwicklung von dem ungestörten oder gestörten Ablauf der stark ausgeprägten inneren Rhythmik damit aufgehoben sein.

Wir möchten mit solchen Überlegungen aber dem Schöpfer der an sich so schönen Theorie nicht vorgreifen, zumal er selbst die dafür bestehenden Möglichkeiten am besten übersehen dürfte. Derartige Erörterungen bleiben ja auch unsicher, solange ihre Richtigkeit nicht experimentell bewiesen ist[1]. Wir möchten die weitere Diskussion der Frage nach der Anwendbarkeit der BÜNNINGschen Vorstellungen auf *Kalanchoë* daher bis zum Abschluß von in Gang befindlichen Versuchen zurückstellen, durch die wir Klarheit zu erhalten hoffen, ob und in welcher Form eine solche innere Rhythmik bei *Kalanchoë Bloßfeldiana* tatsächlich besteht oder nicht.

Besprechung.

Die vorstehend mitgeteilten Versuche haben die für die Kurztagspflanzen allgemein bekannte Tatsache bestätigt, daß für das Blühen sowohl eine Licht- wie eine Dunkelperiode notwendig ist. Die Licht-

[1] Übrigens scheinen uns auch BÜNNINGS Argumentationen nicht immer unbedingt stichhaltig zu sein. Als sehr wichtige Unterlage für seine Ideen benutzt er (1944 I) unter anderen gewisse Versuche von SNYDER mit langen Dunkelperioden, die aber in Abständen von 3 Stunden immer durch 3 Min. Licht unterbrochen wurden (Kurzzyklen genannt). Solches „Störungslicht" wirkt nun aber stark blühhemmend (HARDER und BODE 1943); sogar Beleuchtung während nur $^1/_{40}$ Sek. sind schon blühhemmend (HARDER, GÜMMER und GALL 1945), und BÜNNING benutzt die von uns gefundene unterschiedliche Wirkung des Störungslichtes in den verschiedenen Nachtstunden auch mit zur Unterbauung seiner Theorie. Bei den SNYDERschen Versuchen übergeht er diese Hemmwirkung des Störungslichtes aber gänzlich. In seinen nach den SNYDERschen Versuchen konstruierten Kurven fällt aber solches Störungslicht auch in die skotophile Phase, und zwar auch bei solchen Versuchen (z. B. mit 7 Kurzzyklen), bei denen die Pflanzen trotzdem blühten. Außerdem tritt bei 7 und vor allem bei 6 Kurzzyklen eine Störung in der Phasenentfaltung bei der 10stündigen Lichtperiode ein, die auch hemmend wirken müßte. Wenn trotzdem gerade diese Gruppe besonders gut blühte, so kann man das eher als einen Beweis gegen als für die Richtigkeit der BÜNNINGschen Rhythmentheorie ansehen.

Verwirrend ist auch, daß BÜNNING in seiner neuesten Arbeit (1946) den Maxima und Minima der Kurve der endonomen Rhythmik eine zeitlich ganz andere Lage gegeben hat als in seinen zahlreichen früheren Konstruktionen, die auf den von PFEFFER und anderen ermittelten Blattbewegungen fußen.

periode kann für *Kalanchoë Bloßfeldiana* zwischen 1 Sek. und — soweit bisher untersucht — unter Umständen 16 Stunden variieren. Bei der Veränderung der Länge der Dunkelperiode erhielten wir Blüten zwischen 10 und 42 Stunden. Jedoch kam es nicht bei jeder Kombination dieser Hell- und Dunkelzeiten zur Blütenbildung. So ergaben 3 Hellstunden mit 12 Dunkelstunden negativen, mit 21 Dunkelstunden dagegen positiven Erfolg, während 4 Hellstunden auch mit 12 Dunkelstunden zum Blühen führten; bei 10stündiger Dunkelzeit traten mit 6 Hellstunden keine Blüten auf, wohl aber mit 10 Hellstunden, und 6 Lichtstunden hatten positives Ergebnis mit 12 Dunkelstunden; 16 Hellstunden erzeugten Blüten mit 16 Dunkelstunden, nicht jedoch mit 8. Es kommt also auch auf das Verhältnis der Hell- und Dunkelstunden zueinander an, worüber ja auch schon mancherlei Beobachtungen in der Literatur vorliegen (Allard und Garner 1941, Hamner 1940, Snyder 1940, Mann 1940, Hauschild 1943, Meyer 1944, Melchers und Lang 1948). Die Zahl unserer Kombinationen an *Kalanchoë Bloßfeldiana* ist aber noch zu gering, um schon weitergehende Folgerungen ziehen zu können; jedoch erscheint es uns am wahrscheinlichsten, daß sowohl das Licht wie die Dunkelheit *auslösend* auf Teilprozesse der Reaktionskette wirkt (vgl. Hamner 1940, Harder und Bode 1943, Melchers und Lang 1948, Gregory 1948).

Auch die *Widersprüche in den Ergebnissen* des Versuchs 5, bei dem die Kombinationen 4:20, 6:18 und 8:16 *zu ganz verschiedenen Blühergebnissen führten, je nachdem, zu welchen Tageszeiten das Licht gegeben wurde* (Tabelle 3), *lösen sich auf*, wenn man das *Längenverhältnis der Hell- und Dunkelperioden* zueinander dabei mit *berücksichtigt*. Zwar wechseln in dem Versuch stets ein Kurztag und ein Langtag von gleicher Länge miteinander ab, durch die Verschiebung der uhrzeitlichen Lage des Kurztages ändert sich aber die Nachtlänge sehr erheblich (Abb. 12, zwischen 10 und 20 Stunden!). Faßt man jeweils die Lichtperiode mit der anschließenden Dunkelperiode zu einem Zyklus zusammen, so ergeben sich die Zahlen der Tabelle 6. Die nichtblühenden Rhythmen sind dabei die jeweils am Anfang und am Ende jeder Tageslänge stehenden Kombinationen. Wenn in der Gruppe mit 4stündigem Kurztag die morgens um 6 Uhr ins Licht gebrachten Pflanzen nicht, die ab 10 Uhr exponierten aber blühten, so ist dafür offenbar nicht das Licht-Dunkel-Verhältnis am Kurztag maßgeblich (4:20 und 4:16 dürfen beide als günstig angesehen werden, was allerdings nur für 4:20 experimentell bewiesen ist), sondern das am Langtag. Da die um 10 Uhr in den Versuch gebrachten Pflanzen Blüten bildeten, so können weder 4:16, noch 14:14 blühausschließend sein[1], dagegen ist

[1] Genauer gesagt: Falls einer dieser Zyklen hemmend wirkt, so kann dieser Einfluß nur so schwach sein, daß er durch den günstigen Einfluß des anderen Zyklus völlig überdeckt wird.

das offenbar der Fall bei 14:10. Bei den um 16 Uhr in den Kurztag gebrachten Pflanzen sind es hingegen augenscheinlich gerade die im Kurztagszyklus verwirklichten Verhältnisse, und zwar wieder *die zu kurze 10stündige Nacht*, die das Blühen unterdrückte. Denn wenn 14:18 Blütenbildung zuläßt, dann kann nicht gut 14:20 die blühhemmende Kombination gewesen sein. Entsprechend wie beim 4stündigen Kurztag liegen die Verhältnisse beim 6- und 8stündigen: Überall tritt bei den nichtblühenden Gruppen eine 10stündige Nacht auf (Tabelle 6), und zwar liegt sie bei den Morgenserien hinter dem langen, bei den Abendserien hinter dem kurzen Tag. Bei den gesamten blühenden Kombinationen sinkt die Länge der Dunkelperiode dagegen nirgends unter $11^1/_2$ Stunden. Interessant ist dabei, daß bei 10stündiger Nacht weder mit dem 4- noch mit dem 14stündigen Tag Blüten gebildet wurden, während bei 10:10 (Versuch 6) Blüten auftraten. „Mittlere" Tageslänge wirkte also günstiger als kürzere und längere. Dem fügt sich sehr gut ein, daß bei 8:10 der Tabelle 6 von den 9 Versuchspflanzen nur 3 vegetativ waren, die übrigen 6 aber sehr verspätet zum Blühen kamen (Tabelle 3).

Berücksichtigt man auch noch die Blühtermine (Tabelle 6), so dürften wahrscheinlich die relativ langen Zeiten bis zum Erscheinen der Infloreszenzen bei den am frühen Vormittag angesetzten Gruppen auf die ungünstige Nachtlänge (relative Kürze) hinter dem Langtag und bei den Abendgruppen auf die hinter dem Kurztag zurückzuführen sein.

Bei Einschaltung von 2 Langtagen tritt bei sämtlichen Versuchen zu den beiden Zyklen der Tabelle 6 noch ein dritter hinzu, nämlich 14:10. Dadurch wurde das Blühen weiter eingeschränkt, und nur einige der Ansätze kamen noch zum Blühen (Tabelle 3). Der Zyklus

Tabelle 6. *Stundenzahl der aufeinanderfolgenden und je paarweise zu einem Zyklus zusammengeschlossenen Hell- und Dunkelperioden des Versuchs 5.*

Kurztagsbeginn Uhrzeit	Kurztag 4stündig hell:dunkel	4stündig hell:dunkel	Blühtermin	6stündig hell:dunkel	6stündig hell:dunkel	Blühtermin	8stündig hell:dunkel	8stündig hell:dunkel	Blühtermin
6	14:10	4:20	∞	14:10	6:18	∞	14:10	8:16	∞
8	14:12	4:18	42				14:12	8:14	39
9				14:13	6:15	33			
10	14:14	4:16	33						
$10^1/_2$							14:$14^1/_2$	8:$11^1/_2$	28
12	14:16	4:14	35	14:16	6:12	28	14:16	8:10	(72)[1]
14	14:18	4:12	62	14:18	6:10	∞			
16	14:20	4:10	∞						

[1] 3 von 9 nichtblühend.

14:10 wirkt sich hier also weiter ungünstig aus, den Blühimpuls *aller* Kombinationen vermag er aber doch nicht zu unterdrücken. So kommt z. B. bei 14:13 + 6:15 (Sechsstundentag, Beginn 9 Uhr) sowie bei 14:14 + 4:16 (Vierstundentag, Beginn 10 Uhr) noch Blütenbildung zustande; die kombinierte Anwendung dieser beiden von der normalen Zykluslänge abweichenden Rhythmen gibt also einen stärkeren Blühimpuls als der „normale" 6- oder 8stündige Kurztag im 24-Stundenrhythmus, der sich gegen den 14stündigen Langtag nicht durchzusetzen vermag. Wenn also bei der Koppelung von 1 Kurztag mit 1 Langtag z. B. die Pflanzen, die ihren 4stündigen Kurztag um 10 Uhr erhielten, gut blühten, so kommt das nicht nur daher, daß dann der ungünstige Rhythmus 14:10 fehlte, sondern mehr noch daher, daß die beiden Rhythmen 14:14 + 4:16 eine wirklich fördernde Wirkung haben.

Die von uns vorgenommene Zyklusbildung aus der Lichtperiode mit der anschließenden Dunkelperiode ist natürlich willkürlich; genau so gut kann man auch die Dunkelperiode mit der anschließenden Lichtperiode zum Zyklus zusammenfügen. Dann ergibt sich für den morgens um 6 Uhr beginnenden 4stündigen Tag die Zyklenfolge 10:4 und 20:14, für den 6stündigen 10:6 und 18:14 und für den 8stündigen 10:8 und 16:14 usw. Dabei treten also die Kombinationen 4:10, 6:10 und 8:10 auf, die wohl sicher blühhemmend sind (für 6:10 experimentell erwiesen), so daß auch auf diese Weise das Nichtblühen der Morgenserien erklärbar ist. Auch die Blühergebnisse der übrigen Ansätze im Vier- und Sechsstundentag sind bei dieser Art der Zykluskombination verständlich. Anders beim 8stündigen Tag. Die hier entstehenden Zyklen sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Die Wahrscheinlichkeit, daß bei $11^1/_2$ Stunden Dunkelheit und 14 Stunden Licht (Kurztagsbeginn 10^{30} Uhr) Blüten gebildet werden und noch dazu in der kürzesten Zeit nicht nur der 8-Stundengruppe, sondern überhaupt des ganzen Versuchs 5 (vgl. Tabelle 6), ist aber gering. Es ist auch anzunehmen, daß 10:14 (Beginn 12 Uhr) stärker hemmend wirkt als 16:14 bzw. 10:8 (Beginn 6 Uhr), während das Blühergebnis sich

Tabelle 7. *Wie Tabelle 6, jedoch Beginn des Zyklus mit der Dunkelperiode und nur für den Achtstundentag.*

Kurztagsbeginn Uhrzeit	Dunkel:hell	Dunkel:hell	Blühtermin
6	10:8	16:14	∞
8	12:8	14:14	39
$10^1/_2$	$14^1/_2$:8	$11^1/_2$:14	28
12	16:8	10:14	(72)[1]

[1] 3 von 9 nichtblühend.

umgekehrt verhielt. Wir glauben daher, zu der schon wiederholt diskutierten Frage, *ob für die Aufeinanderfolge der zum Blühen führenden Vorgänge der Zyklus mit der Licht- oder der Dunkelperiode beginnen muß* (HAMNER 1940, MANN 1940, HARDER und BODE 1943, HAUSCHILD 1943, GREGORY 1948), die Antwort *zugunsten der Lichtperiode* geben zu dürfen.

Zusammenfassung.

Die Blütenbildung von *Kalanchoë Bloßfeldiana* wurde ermittelt in Zyklen von 24stündiger sowie längerer und kürzerer Dauer, wobei sowohl die Länge der Hell- wie der Dunkelperiode verändert und außerdem der uhrzeitliche Beginn der Kurztagsbelichtung variiert wurde. Die Versuche wurden teils im natürlichen, im Laufe des Tages seine Intensität ändernden Licht, teils in intensitätskonstantem elektrischen Licht gemacht. Bei einem Teil der Versuche folgte eine Anzahl gleichartiger Tage aufeinander, bei anderen wechselten Kurz- und Langtage miteinander ab.

Wurde ein 4-, 6- oder 8stündiger Kurztag im Wechsel mit einem 14stündigen Langtag gegeben und zwar mit verschiedenem zeitlichen Beginn des Kurztages, so war die Blühtendenz am stärksten, wenn der Kurztag um die Tagesmitte lag; sie wurde um so schwächer, je früher der Kurztag begann bzw. je später er endigte. Morgens um 6 Uhr angesetzte und abends nach 20 Uhr endigende Versuche ergaben überhaupt keine Blüten. Die morgens und abends gegenüber mittags schwächere Lichtintensität war nicht die Ursache dafür.

Blüten traten — abgesehen von den schon oft als positiv befundenen Rhythmen zwischen 2 Stunden Licht und 22 Stunden Dunkelheit sowie 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit im 24stündigen Zyklus — bei *Zykluslängen von weniger als 24 Stunden* im Licht-Dunkel-Wechsel 11:11, 10:10, 6:12, 5:12 und 4:12 auf; bei 9:9, 8:8, 6:10 und 3:12 blieben die Pflanzen vegetativ. Bei *Zykluslängen von mehr als 24 Stunden* blühten 6:24, 6:30, 6:42, 9:15, 9:21, 9:24 9:39, 16:16.

Die Ergebnisse stimmen teilweise gut mit den BÜNNINGschen Vorstellungen von der Bedeutung der endonomen Rhythmik für die Blütenbildung überein, teils lassen sie sich nicht mit deren Hilfe erklären.

Nachtrag bei der Korrektur: Während des Druckes dieser Arbeit ist eine Mitteilung von BÜNNING erschienen [Z. Naturforsch. **3b**, 457 (1948)], in der er sein oben (S. 42, Fußnote) erwähntes neues Schema mit der mehrstündigen Verschiebung der Phasen in bezug auf den Beleuchtungsbeginn durch Verhältnisse bei Marylandtabak belegt. Das

Verhalten des Marylandtabaks kann unseres Erachtens aber offenbar nur als Sonderfall gewertet werden; denn der Marylandtabak reagiert nur unter bestimmten Temperaturverhältnissen als Kurztagspflanze (vgl. auch BÜNNING 1944 II). Vor allem enthält aber auch diese neueste Arbeit BÜNNINGS wieder weitere Beispiele gerade von extremen Kurztagspflanzen, bei denen der Kurvenverlauf ganz dem alten, unseren obigen Erörterungen zugrunde liegenden Schema entspricht.

Literatur.

ALLARD, H. A., and W. W. GARNER: Response of some plants to equal and unequal ratios of light and darkness in cycles ranging from 1 to 72 hours. J. agricult. Res. **63**, 305 (1941). — BEHRENS, GERTRUD: Unteroptimale photoperiodische Beeinflussung bei *Chrysanthemum*, *Sempervivum* und *Kalanchoë*. Diss. Math.-naturw. Fak. Univ. Göttingen 1948. — BÜNNING, E.: Endonome Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagspflanzen. I. Biol. Zbl. **64**, 161 (1944). — Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. II. Flora (Jena) **138**, 93 (1944). — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Naturw. **33**, 271 (1946). — GREGORY, F. G.: The Control of Flowering in Plants. Exper. Biol. Symposium B **140** (1948). — HAMNER, K. C.: Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. Bot. Gaz. **101**, 658 (1940). — HARDER, R.: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltsbildung bei den Pflanzen. Naturw. **33**, 41 (1946). — Vegetative and reproductive development of *Kalanchoë Bloßfeldiana* as influenced by photoperiodism. Symposia Soc. exper. Biol. Nr. II, Growth, 117. Cambridge 1948. — HARDER, R., u. O. BODE: Über die Wirkung von Zwischenbeleuchtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **33**, 469 (1943). — HARDER, R., u. GERTRUD GÜMMER: Über die untere kritische Tageslänge bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Planta (Berl.) **35**, 88 (1947). — HARDER, R., GERTRUD GÜMMER u. ELISABETH GALL: Über die untere Zeitgrenze der blütenfördernden und blütenhemmenden Lichteinwirkungen bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl. **1945**, 48. — HAUSCHILD, IRMGARD: Über die an der photoperiodischen Reaktion der Kurztagspflanzen beteiligten Vorgänge. Diss. Math.-naturw. Fak. Univ. Göttingen 1943. — MANN, L. K.: Effects of some environmental factors on floral initiation in *Xanthium*. Bot. Gaz. **102**, 339 (1940). — MELCHERS, G., u. A. LANG: Die Physiologie der Blütenbildung. Biol. Zbl. **67**. 105 (1948). — MEYER, GERTRUD: Über die photoperiodische Beeinflußbarkeit des Habitus und der Blütenbildung von *Sedum kamtschaticum*. Diss. Math.-naturw. Fak. Univ. Göttingen 1944. — SNYDER, W. E.: Effect of light and temperature on floral initiation in Cocklebur and Biloxi soybean. Bot. Gaz. **102**, 302 (1940).

Prof. Dr. RICHARD HARDER, (20b) Göttingen, Nikolausberger Weg 18.

Planta, Bd. 36, S. 48—56 (1949).

Aus dem Institut für Meereskunde der Universität Kiel.

ÜBER DIE DURCHLÄSSIGKEIT DÜNNER SANDSCHICHTEN FÜR LICHT*.

Von

CURT HOFFMANN.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 28. Oktober 1948.)

In einer Mitteilung über die Vegetation des Farbstreifensandwattes auf Amrum (HOFFMANN 1943) hatte ich die ökologischen Bedingungen charakterisiert, deren Zusammentreffen es ermöglicht, daß unter der Oberfläche des Kniepsandes auf Amrum in dünner Schicht sich ausgedehnte Flächen einer dichten Blaualgenvegetation entwickeln können, die sich nach der Tiefe zu in einer gleichfalls flächenhaft ausgebreiteten, wenige Millimeter dicken Purpurbakterienschicht fortsetzt. Die im Schnitt farbige Schichtung von weißem Decksand, grüner Algen- und violettroter Bakterienschicht über den von Schwefeleisen geschwärzten tieferen Sandschichten hatte E. SCHULZ (1937) veranlaßt, das gesamte, fast über den ganzen Kniepsand sich erstrekkende Gebiet als Farbstreifensandwatt zu bezeichnen. Neben einer ganzen Reihe von Faktoren wie Grundwasserstand, Sand bestimmter Korngröße, reicher Schwefelwasserstoffentwicklung und einem gewissen Salzgehalt war dem Lichtfaktor eine besondere Bedeutung zugesprochen worden. Ich konnte in der erwähnten Mitteilung auch bereits einige Lichtmessungen anführen, die den Lichtgenuß der Algenschichten unter dem weißen Decksand charakterisierten, doch war es damals nicht möglich, exakt vergleichbare Messungen hinsichtlich des Anteils einzelner Wellenlängengebiete der sichtbaren Strahlung beim Passieren der etwa 5 mm dicken Decksandschichten durchzuführen, da die hierzu notwendigen Apparaturen fehlten. Durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Direktors des Erwin-Baur-Institutes in Müncheberg, Herrn Prof. RUDORF, sowie unter freundlicher Mithilfe von Herrn Reg.-Rat Dr. MÄDE, dem Leiter der Meteorologischen Forschungsstelle Müncheberg, war es mir möglich, die Messungen mit besserer Methodik zu wiederholen. Über diese Versuche, die bereits im Winter 1940/41 durchgeführt wurden, soll hier berichtet werden.

* Herrn Prof. Dr. TISCHLER zum 70. Geburtstag gewidmet.

Methodik der Lichtmessungen.

Das Prinzip der Messungen ist in meiner erwähnten Mitteilung bereits geschildert worden. Der Sand, der der Deckschicht des Kniepsandes entstammte, kam zur Messung in Kammern verschiedenen Durchmessers, die aus dünnen Glasplatten 9×12 cm hergestellt waren. Zwischen diese Glasplatten waren an den Rändern Glasstreifen der jeweils gewünschten Dicke von 1—6 mm mit Kanadabalsam eingekittet. Um den ökologischen Bedingungen im Farbstreifensandwatt möglichst gerecht zu werden, kam der Sand ungesiebt zur Verwendung[1].

Durch leichtes Aufstoßen auf einer Unterlage wurde für eine möglichst gleichmäßige Lagerung der Sandschichten in den Kammern gesorgt. Waren die Messungen am trockenen Sand durchgeführt, so wurden die Kammern mit Seewasser durchtränkt, so daß für trockenen und feuchten Sand stets dieselben Kammerfüllungen der entsprechenden Schichtdicke zur Verwendung kamen. Der Wassergehalt des Sandes wurde anschließend an den Versuch ermittelt.

Als Lichtquelle diente eine 200-Watt-Lampe, die senkrecht über dem Photoelement, einer Selenzelle von B. Lange, Berlin, mit 3,5 cm Durchmesser im Abstand von etwa 50—60 cm hing[2]. Für die Versuche wurden folgende Schottsche Farbfilter verwendet:

Filter[2]	Reichweite $m\mu$	Schwerpunkt $m\mu$
BG 12	310—510	405
VG 9	430—555	512
RG 2	610—680	680

Die verschiedene Empfindlichkeit der Selenzelle in den einzelnen Spektralbereichen wurde durch die verschiedene Dicke der Filter ausgeglichen, so daß sich bei Verwendung der einzelnen Filter stets der gleiche Photostrom ergab. Die Genauigkeit der Messungen läßt trotzdem nach unseren heutigen Kenntnissen zu wünschen übrig. Wissen wir doch heute, daß entgegen früheren Annahmen auch bei geringen Lichtintensitäten keine absolute Proportionalität zwischen Lichtstärke und Photostrom besteht (Priebsch, zit. nach J. Joseph 1946), und

[1] Nach E. Schulz u. H. Meyer (1939) bestehen die verwendete Deckschicht und die Grünschicht zu fast 90% aus Sand mit einer Korngröße von 0,2 mm.

[2] Leider sind sämtliche Unterlagen über die experimentellen Einzelheiten vernichtet worden, nur die Versuchsergebnisse selbst sind in Tabellenform erhalten. Die Angaben der Versuchsanordnung werden daher nach dem Gedächtnis gegeben. Da es sich aber bei den folgenden Erörterungen nur um Relativwerte handelt, wird davon das Ergebnis nicht betroffen. Leider ist mir auch die Dicke der Schottschen Filter nicht mehr bekannt, so daß ich die Reichweite der Lichtdurchlässigkeit der Filter nur entsprechend der üblichen Dicke von 2 mm anführen kann.

daß diese Beziehungen sich außerdem bei jedem Photoelement verschieden verhalten. Ohne eine eingehende Kenntnis der Charakteristiken eines Photoelementes ist daher eine Korrektur der gemessenen Werte nicht möglich.

Zur Messung des Photostromes wurde ein LANGEsches Multiflexgalvanometer verwendet, das mit einer photographischen Registriertrommel versehen war. Das Galvanometer konnte durch Einschalten eines eingebauten 10fachen Widerstandes in seiner Empfindlichkeit herabgesetzt werden. Trotzdem mußten bei den Messungen ohne Sandfilter und bei der Messung der dünneren Sandschichten noch weitere Widerstände zwischengeschaltet werden. Das geschah mit Hilfe von dekadischen Kurbelwiderständen von Hartmann & Braun. Da die Stärke der Abweichung von der Proportionalität zwischen Lichtintensität und Photostrom von der Stärke des jeweils in den Stromkreis des Photostromes eingeschalteten Außenwiderstandes abhängt, ergibt sich für unsere Messungen eine weitere Schwierigkeit, weil die Aufzeichnungen über die Höhe der jeweils angewandten Widerstände vernichtet worden sind. Eine Korrektur ist daher unmöglich. Es läßt sich nur noch festlegen, welche Messungen mit gleichen Widerständen vorgenommen wurden. Dadurch wird glücklicherweise ein weitgehender Vergleich der meisten Messungen ermöglicht. Im übrigen dürfte der entstandene Fehler in Hinsicht auf die geringen zu messenden Lichtintensitäten nicht sehr ins Gewicht fallen (vgl. S. 51f.).

Auch die Temperaturabhängigkeit des Photoelementes, die von Element zu Element verschieden ist, und die nach PRIEBSCH (l. c.) bis zu 3% je Grad C betragen kann, spielt bei unseren Versuchen kaum eine Rolle, da jede Versuchsserie bei etwa gleicher Temperatur durchgeführt wurde.

Ergebnisse der Lichtmessungen.

Die Ergebnisse der Lichtmessungen an Sandschichten von 1—6 mm Dicke sind für die beiden Versuchsserien A und B in Tabelle 1 zusammengestellt.

Die Zahlen geben die nach Passieren der Sandschichten gemessene Lichtmenge J in Prozent der eingestrahlten Lichtmenge J_0 an. Diese ist in ihrer absoluten Größe nicht bekannt. Da aber die Spiegelung und Reflexion an den Glaswänden der Kammern sowie die Reflexion an der Oberfläche des Sandes jeweils in einer Versuchsserie konstant sind, so geben die Zahlen in den einzelnen Serien Prozentwerte der stets gleichen eingestrahlten Lichtmenge an, sofern die Serien gleiche Versuchsbedingungen betreffen, d. h. sich auf trockenen oder feuchten Sand beziehen. Im feuchten Sand ist die eindringende Lichtmenge etwas größer als im trockenen Sand, da nach BÜTTNER und SUTTER

Tabelle 1. *Prozent der eingestrahlten Lichtintensität.*

Dicke der Sandschicht mm	Blau		Grün		Rot	
	A	B	A	B	A	B
I. Trockener Sand 2,99% H_2O.						
1	19,0	11,0	41,0	32,0	63,0	55,0
2	1,2	0,8	4,0	3,0	22,0	17,0
3	0,1	0,09	0,5	0,5	3,4	4,6
4	(0,02)	(0,02)	0,07	0,06	0,5	0,6
5	—	—	(0,04)	(0,02)	0,3	0,2
6	—	—	—	(0,01)	0,25	0,17
II. Feuchter Sand 17,55% H_2O.						
1	26,0	31,0	52,0	56,0	70,0	72,0
2	10,0	8,0	27,0	23,0	55,0	50,0
3	3,0	2,0	11,0	9,0	38,0	29,0
4	0,6	0,6	3,1	4,0	17,0	16,0
5	0,15	0,1	1,0	1,1	9,0	7,0
6	(0,05)	(0,02)	0,3	0,2	3,0	2,5

(1935) der Reflexverlust an der Oberfläche des trockenen Sandes mit etwa 37% rund 13% größer ist, als an der feuchten Sandoberfläche. Die relativen Angaben der Prozentwerte werden davon aber nicht berührt.

Die Werte können aber in ihrer Genauigkeit davon beeinträchtigt werden, daß, wie oben erwähnt, der Photostrom bei steigender Lichtintensität nicht proportional der Lichtintensität zunimmt. In unseren Bestimmungen könnten davon in erster Linie die Messungen der Einstrahlungsintensität ohne Sandfilter betroffen werden. Leider kennen wir in unseren Versuchen die eingestrahlte absolute Intensität nicht. Um einen ungefähren Anhalt zu erhalten, nehmen wir einmal die Angaben von SEYBOLD (1936) zu Hilfe, der bei seiner 500-Watt-Lampe in 15 cm Entfernung eine Intensität von 0,160 cal/cm³/min ermittelte. Das sind, wenn wir in Luxeinheiten umrechnen, 13960 Lux, da 1 Lux ungefähr $1{,}146 \times 10^{-5}$ cal/cm²/min entspricht (HANN-SÜRING, Bd. I, S. 65). Ich bin mir vollkommen bewußt, daß man ohne nähere Angaben über die in unseren Versuchen verwandte Lampe nicht ohne weiteres diese Werte übertragen darf, aber einen Anhaltspunkt können sie doch liefern. Rechnen wir den Wert auf die in unseren Messungen angewandte Entfernung von 50 cm um, so ergibt sich eine Intensität von 1257 Lux. Für seine 150-Watt-Lampe ergibt sich bei entsprechender Umrechnung eine Intensität bei 50 cm von 314 Lux. Wir werden also bei unserer 200-Watt-Lampe auf jeden Fall unter 1000 Lux bleiben. 1000 Lux sind aber die Grenze, bis zu der im allgemeinen die Proportionalität des Photostroms zur Lichtenergie bei kurz geschlossenem Selenelement gewahrt bleibt. Nun haben wir aber bei unseren Messungen des Lichtes ohne Sandfilter das Photoelement nicht kurz

geschlossen verwendet, sondern haben Widerstände eingeschaltet, mit deren zunehmender Stärke auch die Abweichung von der Proportionalität wieder steigt, auch unterhalb der 1000-Lux-Grenze. Durch die verwendeten Farbfilter wird aber die Intensität des Lichtes nochmals erheblich herabgesetzt. Der entstandene Fehler wird daher nur gering sein. Ich habe, um einen Anhaltspunkt auch dafür zu bekommen, für die Serie A im Rotlicht für feuchten Sand die Prozentwerte unter der extremen Annahme berechnet, daß bei der stärksten Intensität des Einstrahlungslichtes eine Abweichung des Photostromes des Elementes um 20% entstanden sei. Der Maximalwert für die 1 mm dicke Sandschicht ergibt sich dann mit 59% gegenüber 70%, der Minimalwert bei 6 mm dicker Sandschicht mit 2,3 gegenüber 3%, d. h. die Werte würden noch innerhalb der Schwankungen liegen, die wir bei unseren Messungen infolge der Unregelmäßigkeiten der Sandschichten finden, wie ich das schon in meiner früheren Mitteilung ausführte. Wir können daher die gegebenen Werte als genügend genau ansehen, um sie unseren weiteren Betrachtungen zugrunde zu legen.

Die Zahlen der Tabelle 1 bestätigen nun das schon früher gewonnene Ergebnis, daß das Licht in feuchten Sand erheblich tiefer eindringt als in trockenen. Die Ursache dafür ist in den bei der Wasserdurchtränkung der Sandschichten geänderten Brechungsverhältnissen zu suchen. Die völlig unregelmäßig liegenden reflektierenden Flächen der Sandkörnchen brechen die einfallenden Strahlen nach allen möglichen Richtungen, so daß das eingestrahlte Licht diffus wird. Da nun der Brechungsindex der Quarzsandkörnchen — um solche dürfte es sich fast ausschließlich handeln — gegen Luft $n = 1{,}64$ beträgt, der Brechungsindex Wasser gegen Luft aber $n = 1{,}5$, so ergibt sich für das Brechungsvermögen Quarz gegen Wasser $n = \frac{1{,}64}{1{,}50} = 1{,}094$, also ein viel kleinerer Wert als im trockenen Sand. Außerdem dürfte die Totalreflexion an den Grenzflächen Wasser-Luft der Oberfläche im feuchten Sand einen erheblichen Einfluß ausüben.

Wenden wir uns zur Betrachtung der Werte in den einzelnen Spektralbereichen. Hier zeigt sich, daß die langwelligen roten Strahlen erheblich tiefer eindringen als die kurzwelligen blauen, wie das auf Grund der stärkeren Brechbarkeit der letzteren zu erwarten ist. Wenn in den früheren Versuchen die grüne Strahlung der roten noch überlegen zu sein schien, und die Ursache dafür schon damals in der stärkeren Empfindlichkeit der Selenzellen für die grüne Komponente der Strahlung vermutet wurde, so bringen die hier mitgeteilten Versuche den exakten Beweis dafür. Die Überlegenheit der langwelligen Strahlung, die sowohl bei trockenem wie bei feuchtem Sand zu beobachten ist, tritt besonders deutlich bei einer graphischen Darstellung der

Ergebnisse hervor, wie sie in Abb. 1 für die Versuchsserie A wiedergegeben ist.

Die Sandschicht verhält sich also wie ein Filter, das von einer bestimmten Dicke an nur noch die langwelligen roten Strahlen passieren läßt. Auf die ökologische Bedeutung dieser Erscheinung wird später eingegangen.

Da es sich bei den Sandschichten um völlig einheitliches Material handelt, können wir auch versuchen, den Extinktionskoeffizienten für die einzelnen Strahlenarten zu berechnen. Wir können, wenn wir das Beispiel des feuchten Sandes nehmen, die Sandschicht als eine grobe Suspension betrachten, deren feste Phase aus Partikelchen von durchschnittlich 0,2 mm Größe besteht. Diese Partikel wirken auf das passierende Licht in völlig undurchsichtiger Weise brechend und absorbierend. Der Anteil jedes dieser Vorgänge läßt sich nicht erfassen. Wir können daher aus den Relativwerten der Strahlung nach Durchdringen der Sandschichten nur den Extinktionskoeffizienten berechnen. Es gilt die Beziehung:

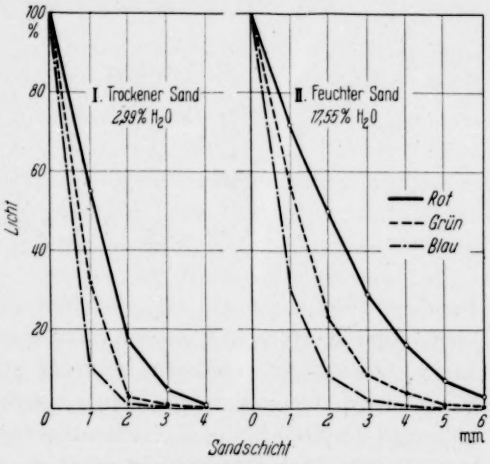


Abb. 1. Durchlässigkeit verschieden dicker Sandschichten für Strahlen verschiedener Wellenlänge.

$$J = J_0 \cdot e^{-ad},$$

worin J die Intensität der durchgelassenen, J_0 die der eintretenden Strahlung, d die Dicke der Sandschicht, a den Extinktionskoeffizienten, e die Basis des natürlichen Logarithmus bedeutet. Das ergibt in Umrechnung zum dekadischen Logarithmus

$$\log J - \log J_0 = -\frac{1}{2{,}303} \cdot a \cdot d,$$

woraus sich a, der Extinktionskoeffizient, berechnen läßt. In Tabelle 2 sind die Werte für diesen Koeffizienten aus den beiden Versuchsserien zusammengestellt.

Die Werte zeigen in den einzelnen Versuchsreihen mancherlei Schwankungen, doch ist für jede Reihe unter jeweils gleichen Bedingungen eine bestimmte Größenordnung deutlich erkennbar, um die sich die Werte ordnen. Betrachten wir zunächst die Werte im trockenen

Tabelle 2. *Extinktionskoeffizienten je Millimeter.*

Dicke der Sandschicht mm	Blau		Grün		Rot	
	A	B	A	B	A	B
	I. Trockener Sand 2,99% H_2O.					
1	1,084	1,321	0,70	0,857	0,563	0,622
2	1,142	1,28	0,880	0,943	0,510	0,566
3	1,121	1,136	0,767	0,888	0,610	0,567
4	(1,015)	(1,015)	0,880	0,900	0,575	0,646
5	—	—	(0,752)	(0,812)	0,577	0,612
6	—	—	—	(0,727)	0,496	0,522
	II. Feuchter Sand 17,55% H_2O.					
1	0,947	0,871	0,646	0,622	0,517	0,505
2	0,681	0,730	0,465	0,50	0,311	0,332
3	0,628	0,687	0,440	0,469	0,261	0,307
4	0,646	0,646	0,472	0,44	0,283	0,29
5	0,637	0,673	0,473	0,464	0,282	0,303
6	(0,611)	(0,677)	0,481	0,510	0,314	0,327

Sand, so fällt allgemein auf, daß hier die Schwankungen meist größer als bei den Werten für feuchten Sand sind, am stärksten wohl im blauen Licht. Das hängt vielleicht mit der stärkeren Brechung der blauen Strahlen im trockenen Sand zusammen, wobei kleine Unregelmäßigkeiten in der Dichte der Körnchenlagerung, die sich nie ganz vermeiden lassen, sich stärker auswirken können. Die Werte, die an den wassergetränkten Sandschichten ermittelt wurden, sind allgemein gleichmäßiger, mit einer Ausnahme: Die Koeffizienten der 1 mm-Schichten sind stets auffallend größer als alle übrigen. Wahrscheinlich ist auch hier bei der dünnen 1mm-Schicht die Dicke am wenigsten gleichmäßig realisiert, da sich in dieser dünnen Schicht einzelne größere Sandkörnchen viel stärker störend bemerkbar machen können, so daß dadurch vereinzelte große Lichtkanäle entstehen, die bei dickeren Schichten verschwinden und die sich im feuchten Sand, entsprechend den oben gemachten Ausführungen, durch die Brechungsverhältnisse viel stärker bemerkbar machen als im trockenen Sand. Ich habe deshalb bei der Berechnung von Mittelwerten für die Extinktionskoeffizienten, die bei der sonst zufriedenstellenden Gleichmäßigkeit der übrigen Werte berechtigt erscheint, diese Werte beiseite gelassen, ebenso wie auch die eingeklammerten Werte der Intensitäten, die unter 0,05% lagen, da deren Bestimmung meist mit größeren Fehlern behaftet ist. Es ergeben sich dann für den untersuchten Decksand des Kniepsandes von Amrum mit einer Körnchengröße fast zu 90% von 0,2 mm Durchmesser in den einzelnen Spektralbereichen folgende Extinktionskoeffizienten (Tabelle 3).

Tabelle 3. *Extinktionskoeffizienten für Sand je Millimeter.*

Wellenlänge $m\mu$	Wassergehalt: 2,99 %		Wassergehalt: 17,55 %	
	Extinktionskoeffizient a	Mittlerer Fehler m	Extinktionskoeffizient a	Mittlerer Fehler m
Etwa 310—510	1,181	$\pm$ *0,088*	0,666	$\pm$ *0,031*
„ 430—555	0,852	$\pm$ *0,075*	0,471	$\pm$ *0,019*
„ 610—680	0,572	$\pm$ *0,049*	0,301	$\pm$ *0,020*

Die ökologische Auswirkung.

Der Anlaß für die eben geschilderten Untersuchungen war eine rein ökologische Frage. Es ist daher geboten, noch kurz einen Blick auf die ökologische Bedeutung der Befunde zu werfen. Aus den früher mitgeteilten Messungen im weißen Gesamtlicht war bereits der Schluß gezogen worden, daß die etwa in 3—5 mm Tiefe lebende Schicht von Blaualgen als eine Lebensgemeinschaft fakultativer Schattenpflanzen anzusehen war, deren Lichtgenuß im feuchten Sand etwa 6—10% der freien Sonnenstrahlung beträgt. Da Sonnenstrahlung aber meist rasch ein Austrocknen der oberflächlichen Sandschichten zur Folge hat, wird der Lichtgenuß bald abnehmen und nach den früheren Messungen oft kaum noch $^1/_{1000}$ betragen. Da erscheint der Befund, daß Sandschichten von etwa 5 mm Dicke wie ein Rotfilter wirken, in besonderem Licht. Ist doch die im trockenen Sand in dieser Tiefe noch vorhandene, praktisch fast reine Rotstrahlung für die Assimilation der Algen von allergrößter Bedeutung, da ja die Chlorophyllkomponente der Algen im roten Licht für die CO_2-Assimilation besonders wirksam wird. Dadurch findet auch die oft überraschend üppige Entwicklung der Algenschicht unter der Decksandschicht ihre Erklärung. Die Dicke der Decksandschicht ist, wie ich das früher beschrieb, sehr wechselnd. Bei geringerer Ausbildung wird dann der Lichtgenuß der Algenschichten sehr rasch günstiger, da ja dann auch die blaue Strahlung in steigendem Maße für den assimilatorischen Stoffwechsel zur Verfügung steht. Die grüne Strahlenkomponente wird, da sie von der grünen Algenschicht nur sehr viel weniger ausgenutzt und daher die Schicht leicht durchdringen wird, in erster Linie für die Assimilation der Purpurbakterien zur Verfügung stehen. Diese besitzen in ihrem roten Farbstoff, dem Bakterioerythrin, ein Pigment, das besonders die grünen Strahlen absorbiert. Inwieweit diese physikalische Absorption auch in physiologische Leistung umgesetzt wird, ist allerdings noch unklar. Doch ist hier, ebenso wie das für die Fucoxanthinwirkung der braunen Algen gilt, sehr wohl an eine indirekte Beteiligung des roten Farbstoffes im Assimilationsprozeß zu denken, die vielleicht über den Weg einer Sensibilisierung läuft. In ökologischer Hinsicht erscheint jedenfalls

das Vorkommen der grünen und roten Schicht der Algen und Purpurbakterien eng gekoppelt mit den durch die Filterwirkung der Decksandschicht hervorgerufenen Strahlungsbedingungen.

Zusammenfassung.

Das Vorkommen ausgedehnter Blaualgenschichten 4—5 mm unter der Oberfläche des Kniepsandes auf Amrum veranlaßte die Messung der Lichtdurchlässigkeit dünner Sandschichten. Die Messungen erfolgten mit Hilfe eines Selen-Photoelementes im blauen, grünen und roten Licht für trockenen und durchfeuchteten Sand. Das Licht dringt in feuchten Sand tiefer ein als in trockenen. Aus den Relativwerten der Lichtdurchlässigkeit werden die Extinktionskoeffizienten des Sandes für die Spektralbereiche Blau mit 1,181 und 0,666, für Grün mit 0,852 und 0,471 und Rot mit 0,572 und 0,301 für trockenen und feuchten Sand bestimmt. Der Sand verhält sich in dickeren Schichten wie ein Rotfilter, auf dessen ökologische Bedeutung für Algen und Purpurbakterien des Farbstreifensandwattes hingewiesen wird.

Literatur.

Büttner, K., u. E. D. Sutter: Die Abkühlungsgröße in den Dünen, Rückstrahlung verschiedener Bodenbedeckung für ultraviolette und gesamte Sonnenstrahlung. Strahlenther. **54**, 156 (1935). — Hann-Süring: Lehrbuch der Meteorologie, Bd. 1. Leipzig 1943. — Hoffmann, C.: Beiträge zur Vegetation des Farbstreifensandwattes. Kieler Meeresforsch. **4**, 85 (1942). — Joseph, J.: Über die Extinktion des Lichtes im Meerwasser und ihre Messung. Diss. Kiel 1946. — Schulz, E.: Das Farbstreifensandwatt und seine Fauna, eine ökologische biozönotische Untersuchung an der Nordsee. Kieler Meeresforsch. **3**, 359 (1937). — Schulz, E., u. H. Meyer: Weitere Untersuchungen über das Farbstreifensandwatt. Kieler Meeresforsch. **3**, 321 (1939). — Seybold, A.: Über den Lichtfaktor photophysiologischer Prozesse. J. Bot. **82**, 741 (1936).

Prof. Dr. Curt Hoffmann, (24b) Kiel,
Institut für Meereskunde, Hohenbergstr. 2.

Planta, Bd. 37, S. 57—95 (1949).

Aus dem Institut für Allgemeine Botanik, Hamburg.

ZYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DEN BURDONEN SOLANUM NIGRUM-LYCOPERSICUM.

Von

FRANZ BRABEC.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. September 1948.)

A. Einleitung.

Die Entstehung der WINKLERschen Burdonen hat erneut die Frage nach der Möglichkeit einer vegetativen Bastardierung aufgeworfen, die nach der Deutung der *Solanum*-„Pfropfbastarde" WINKLERS (1909b, 1910) als Periklinalchimären verschiedenen Aufbaus und der in gleicher Richtung liegenden Aufklärung auch über die Natur der älteren Pfropfsymbionten *Cytisus Adami* und der *Crataegomespili* (vgl. BUDER 1910, 1911; HABERLANDT 1930; LANGE 1933) zunächst aus der wissenschaftlichen Diskussion ausgeschieden war. Es handelt sich hierbei darum, ob es möglich ist, durch Vereinigung vegetativer Zellen und ihrer Kerne eine „Somatozygote" (WINKLER 1938, S. 706) hervorzubringen, die imstande sein würde, einen lebensfähigen Organismus zu entwickeln.

Ohne auf das Für und Wider dieser Streitfrage, die über ein Jahrhundert lang die wissenschaftliche Welt beschäftigt hat (vgl. hierzu BAUR 1909; BRAUN 1850; GAERTNER 1849; NEMEČ 1903, 1904; STRASBURGER 1884, 1906, 1907, 1909; WEISMANN 1892; WINKLER 1916, 1938) näher einzugehen, sei hier nur darauf verwiesen, daß sie von WINKLER auf Grund seiner Mitteilung über die Entstehung der *Solanum*-Burdonen (1938) nach wie vor entschieden bejaht wird. Seine Beweisführung stützt sich auf die Entstehungsgeschichte seiner Burdonen sowie auf deren morphologische Gestaltung. Hervorzuheben ist ferner das völlige Ausbleiben von vegetativen Rückschlägen, das sie grundlegend von den *Solanum*-Chimären unterscheidet. An zytologischen Befunden lagen zunächst nur einige Chromosomenzählungen aus vegetativem Material vor, die zwar schon einige Rückschlüsse auf das Verhältnis des Burdo zu seinen Ursprungsarten gestatteten (WINKLER 1938, S. 705), aber noch viele Einzelfragen offenließen. Von zytologischer Seite her eine Deutung für die Natur der Burdonen zu finden und nach Möglichkeit noch genauer zu bestimmen, war das Ziel der vorliegenden Untersuchungen.

Im einzelnen waren dazu eine Reihe von zytologischen Feststellungen erforderlich.

1. Es mußte durch Zählungen in der vegetativen und generativen Phase die Chromosomenzahl des Burdo ermittelt und seine Stellung zu den Elterarten festgelegt werden.

2. Es mußte versucht werden, Aufschluß über die Zusammensetzung des Genoms zu bekommen.

3. Die in der Meiose auftretenden Störungserscheinungen waren zu untersuchen, und es mußte versucht werden, für sie eine Deutung zu finden, einmal im Interesse der Aufklärung der Sterilität des Burdo, zum andern, um Anhaltspunkte über seine Natur zu gewinnen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in der Zeit vom Sommer 1938 bis Herbst 1940 durchgeführt und mußten dann wegen Einberufung zur Wehrmacht abgebrochen werden. Das Material wurde den WINKLERschen Burdonenkulturen entnommen. Ich möchte nicht versäumen, meinem verehrten Lehrer, dem leider inzwischen verstorbenen Prof. Dr. HANS WINKLER, dafür zu danken, daß er mir die Durchführung dieser Untersuchungen ermöglicht hat. Da die Ergebnisse erst im Sommer 1944 bearbeitet werden konnten, war ihre Veröffentlichung aus kriegsbedingten Gründen zu einem früheren Zeitpunkt nicht möglich. Die Originaldissertation ist in der Bücherei des Hamburger Staatsinstituts für Allgemeine Botanik hinterlegt.

B. Material und Methode.

Die zytologischen Untersuchungen wurden durchgeführt an Wurzelspitzen für die somatischen Teilungen, an Antherenausstrichen für die Pollenentwicklung und an Fruchtknoten für die Makrosporenentwicklung.

Die Untersuchung der somatischen Teilungen bot zunächst erhebliche Schwierigkeiten, da das hierfür günstigste Material, Wurzelspitzen, nicht in ausreichender Menge zur Verfügung stand, was auf die mangelhafte Befähigung zur Adventivwurzelbildung des Burdo zurückzuführen war. Es wurden anfänglich nur in geringem Umfang, nur probeweise Stecklinge gemacht, von denen nur einige wenige zur Wurzelbildung kamen. Von diesen wenigen zur Verfügung stehenden Stecklingspflanzen (2 im Jahre 1938, 3 im Jahre 1939) konnten einige Wurzeln gewonnen und fixiert werden.

Im Jahre 1940 wurde die Stecklingsvermehrung etwas stärker betrieben, da sich auf Grund der voraufgegangenen Untersuchungen neue Gesichtspunkte ergeben hatten, die möglichst umfangreiche Chromosomenzählungen in der vegetativen Phase wünschenswert erscheinen ließen. Außerdem hatten die Zählungen an dem wenigen anfänglich zur Verfügung stehenden Material stark von den von WINKLER (1938, S. 697) angegebenen Zahlen abweichende Werte ergeben, so daß eine Nachprüfung in größerem Umfang notwendig wurde.

Die neuen Stecklingsversuche wurden in beträchtlich größerem Ausmaß durchgeführt als in den Vorjahren. Hierbei wurde erstmalig auf Anregung von

Frau Prof. Dr. STOPPEL das *Bayer-Wuchshormonpräparat „Belvitan"* angewandt, und zwar in Pastenform.

Die Stecklinge wurden an zwei gegenüberliegenden Flanken 2—3 cm hoch mit der Paste bestrichen, wobei ein Beschmieren der Schnittfläche vermieden wurde, um die Wasserzufuhr nicht zu erschweren. Sie wurden dann vorsichtig in mit Erde gefüllten Töpfen in vorgesteckte Löcher gesetzt, dann die Erde von allen Seiten fest angedrückt.

Eine nach dieser Art am 19. 6. 40 hergestellte erste Serie von 10 Stecklingen der Pflanzengruppe H wurde zunächst bis zur Bewurzelung unter eine Glasglocke gesetzt. Nach 8 Tagen bereits, am 26. 6., war ein Steckling soweit bewurzelt, daß er isoliert werden konnte. In so kurzer Zeit hatte noch nie vorher ein Burdonensteckling Wurzeln getrieben. Von systematischen Versuchen unter Anwendung von Kontrollen mußte aus Gründen der Knappheit des Materials noch abgesehen werden. Von den übrigen Stecklingen zeigten 5 weitere Anlagen zur Wurzelbildung, und zwar immer an den mit „Belvitan" behandelten Stellen. Nur in einem Fall wurde eine Wurzel an einer nichtbehandelten Flanke des Stengels gefunden. Vier Stecklinge zeigten zunächst noch keine Neigung zur Wurzelbildung. Alle Pflanzen wurden mit Ausnahme der einen bereits voll bewurzelten, die sich in der Folge kräftig weiterentwickelte, erneut mit „Belvitan" behandelt. Sie wurden in Einzeltöpfe gesteckt und wieder unter die Glasglocke gestellt. Eine Woche später (4. 7.) waren 4 Pflanzen soweit bewurzelt, daß sie unter der Glasglocke herausgenommen werden konnten. Am 15. 7. waren 2 weitere Stecklinge bewurzelt, am 18. 7. schließlich auch die letzten 3. Die erste Gruppe von 5 Pflanzen (Abb. 1a) wies allerdings einen erheblichen Wachstumsvorsprung gegenüber den letzten 5 auf, die anfangs nur kümmerlich gediehen. In der Folge entwickelten sich aber auch diese zu recht kräftigen Pflanzen.

In den folgenden Monaten wurden nach diesem ermutigenden Ergebnis weitere Stecklingskulturen angesetzt. Die folgende Tabelle 1 gibt Aufschluß über die dabei erzielten Ergebnisse, die, wie ersichtlich, nicht so schlecht waren, wie es ursprünglich angenommen wurde.

Tabelle 1. *Stecklingskulturen.*

Pflanzengruppe und Datum	Anzahl der Stecklinge	Anzahl Stecklinge bewurzelt	Anzahl Stecklinge im Wuchs	Lebensdauer Monate
H 19. 6. 40	10	10	10 = 100%	7—8
H 18. 7. 40	10	8	3 = 30%	5—6
Be 18 7. 40	5	—	—	—
H 3. 8. 40	10	9	2 = 20%	5—6
Be 5. 8. 40	4	2	1 = 25%	$4^1/_2$
H 19. 8. 40	6	4	3 = 50%	4—5
HSt 19. 8. 40	4	4	4 = 100%	5—7
H 30. 8. 40	8	6	4 = 50%	4—5
HSt 30. 8. 40	2	2	2 = 100%	4
HSt 12. 9. 40	6	6	5 = 85%	$4—5^1/_2$
H 12. 9. 40	4	4	1 = 25%	2

Anmerkung. Die mit St gekennzeichneten Stecklinge waren von älteren, bereits im Wuchs befindlichen Stecklingen abgenommen worden. Wie ersichtlich, konnte bei ihnen mit größerer Sicherheit auf Bewurzelung gerechnet werden als bei den von den Pfropfungen gewonnenen, was wohl darauf zurückzuführen sein dürfte, daß die Stecklingspflanzen im Wuchs kräftiger waren als die Pfropfungen.

Die Stecklinge bedurften allerdings einer sorgfältigen Pflege und waren anfangs meist sehr langsam im Wuchs. Die für die zytologischen Untersuchungen bedauerliche Folge war, daß Wurzelmaterial erst spät und nicht in dem erwarteten Umfang gewonnen werden konnte.

Die Untersuchungen am Wurzelmaterial wurden anfangs nach der FEULGENschen Nuklealreaktion mit fuchsin-schwefliger Säure (BAUER 1932) nach Fixierung in Chrom-Osmiumsäure (HEITZ 1935) durchgeführt. Später wurden Mikrotomschnitte bei Fixierung in 2 BE (LA COUR 1931) und Färbung nach der Gentianaviolett-Jodmethode für die Untersuchung verwandt, da sich erstere Methode als zu verschwenderisch im Material erwies.

Die Untersuchung der Pollenentwicklung wurde an Ausstrichpräparaten der Antheren durchgeführt, die mit gleich gutem Erfolg sowohl in Chrom-Osmiumsäure als auch in dem 2 BE-Gemisch fixiert werden konnten. Als Färbemethode wurde hier ausschließlich die FEULGENsche Nuklealreaktion angewandt. Die Reifungsphasen des Pollens wurden nach dieser Methode gut von der Diakinese bis zur Zytokinese und Tetradenbildung dargestellt, während sich für die Prophasen die Fixierung als nicht geeignet erwies. Da auf eine genaue Untersuchung dieser letzteren noch verzichtet wurde, habe ich mich mit den so erzielten Ergebnissen begnügt.

Schließlich wurde noch die Entwicklung der Makrosporenmutterzellen studiert, da solche Untersuchungen aufschlußreich für die Aufklärung der Ursache der Sterilität des Burdo sein konnten. Die Fruchtknoten wurden in 2 BE fixiert und nach der Gentianaviolett-Jodmethode gefärbt, die zufriedenstellende Ergebnisse von der Diakinese an lieferte. Insgesamt standen also für die zytologischen Untersuchungen zur Verfügung:

1. Schnittpräparate von Wurzelspitzen für das Studium der somatischen Mitosen und für Chromosomenzählungen in der vegetativen Phase.
2. Ausstrichpräparate von Antheren für die Analyse der Pollenentwicklung und Chromosomenzählungen in der reproduktiven Phase.
3. Schnittpräparate von Fruchtknoten für das Studium der Entwicklung der Makrosporenmutterzellen und eventuell der Makrosporen.

C. Untersuchungsergebnisse.

a) Morphologischer Teil.

Im Verlauf der Untersuchungen ergab sich die Feststellung, daß der Burdo in seinem derzeitigen Bestand nicht als einheitlicher Pflanzentyp anzusprechen sei. Die morphologischen Schwankungen wurden als so beträchtlich befunden, daß es lohnend erschien, das Material der einzelnen Pflanzen gesondert zu bearbeiten. Aus dieser Überlegung ergab sich die Notwendigkeit morphologischer Untersuchungen, um die unterschiedlichen Formen charakterisieren zu können. Sie wurden jedoch nicht als eigentliche Aufgabe der Arbeit angesehen und daher nur soweit durchgeführt, wie es zur Beschreibung und Unterscheidung der herauszustellenden Typen notwendig erschien.

Der Bestand an Burdonenpflanzen, an denen diese Untersuchung durchgeführt wurde, war durch vegetative Vermehrung der unmittelbar aus der Diektochimäre mit zweischichtigem Burdonenektosoma entstandenen Burdonensprosse erhalten worden. Die Weitervermehrung zu erheblicher Individuenzahl war der schwer

zu erzielenden Eigenbewurzelung der Burdonenstecklinge halber stets durch Aufpfropfen von Burdonenreisern auf kräftige Keimpflanzen anfangs von *Solanum nigrum*, später von *Solanum aviculare* und *Cyphomandra betacea* geschehen.

Durch eingehendes Vergleichen der Pflanzen, von denen Material zur zytologischen Untersuchung genommen wurde, konnten 2 Typen ermittelt werden, die im folgenden beschrieben werden sollen.

Das auffallendste Merkmal am Habitus der Pflanzen des Typs I ist die starke epinastische Krümmung der Blätter. Die jungen Blätter haben noch Normalstellung, später aber sind sie rückwärts nach unten gekrümmt. Diese Krümmung erstreckt sich nicht nur auf den Blattstiel, sondern auch die einzelnen Fiederblättchen sind in sich in gleicher Weise rückgekrümmt (Abb. 1 b).

Typ II hingegen ist bei weitem mehr dem Habitus von *Solanum lycopersicum* angeglichen. Die Blätter stehen im allgemeinen normal, nur gelegentlich kommen epinastisch gekrümmte Blätter vor (Abb. 1 a, c). Ein weiterer bezeichnender Unterschied besteht hinsichtlich der Verzweigung. Sie ist gering bei dem Pflanzentyp I, während sie bei Typ II im Verhältnis reichlicher ist. Durch Vergleichen von Pflanzen beider Typen und Auszählen der Nebentriebe wurde eine 2—3mal so reichliche Verzweigung vom Typ II im Vergleich mit Typ I ermittelt (Abb. 1 c). Auch in der Blattform unterscheiden sich beide Typen. Die Blätter von Typ I bestehen meist aus wenigen aber ziemlich großen breiteiförmigen Fiederblättchen, während bei Typ II die Fiederung stärker ist, und die einzelnen Fiederblättchen schlanker, zugespitzt erscheinen. Die Blätter von Typ I machen im ganzen einen mehr gedrungenen Eindruck als die von Typ II. Bei dem ersteren findet man auch häufig, daß das Endfiederblättchen mit einer Seitenfieder verwachsen ist, wodurch das Blatt an der Spitze seitlich gekrümmt wird, so daß der Eindruck entsteht, als fehle die Endfieder. Dergleichen kommt auch vereinzelt bei Typ II vor, während es aber bei Typ I fast als habituell bezeichnet werden kann (Abb. 1 a, b, d).

Im Gesamtwachstum ist Typ I entschieden der schwächere. Er wächst langsamer und bildet weniger Seitentriebe, während Typ II durchaus kräftigen Wuchs hat und sich reichlicher verzweigt, wie schon hervorgehoben wurde.

Die Ergebnisse der Stecklingskulturen ließen erkennen, daß Stecklinge von Typ II wesentlich leichter Adventivwurzeln zu bilden vermögen als solche von Typ I (s. Tabelle 1: Pflanzengruppe H = Typ II, Pflanzengruppe Bc = Typ I). Die Stecklingspflanzen von Typ II entwickeln sich, einmal bewurzelt und angewachsen, kräftig weiter, während die wenigen Stecklinge von Typ I während ihrer ganzen Lebensdauer kümmerten (Abb. 1 e).

Dieser Unterschied in der Wachstumsfähigkeit hatte im Winter 1939/40, der die Kulturen außerordentlich dezimierte, da die sonst übliche künstliche

Abb. 1a–f. a Burdo II. Zwei Pflanzen der ersten Stecklingsgruppe vom 19. 6. 40. b Burdo, Pfropfungspflanze. Mittlerer Stengelabschnitt, Verkrümmung der Blätter zeigend. c Burdonenpflanzen auf *Solanum nigrum* gepfropft, alle gleichaltrig. Links eine Pflanze des Typs I, rechts 2 Pflanzen des Typs II. d Sproßspitze des Burdo I. e Burdo I. Steckling vom 5. 8. 40. Aufnahme am 12. 11. 40! f Burdo II mit Burdo I-ähnlichem Gipfelsproß. a und f $^3/_{16}$, b $^1/_4$, c $^1/_{20}$, d und e $^3/_8$ natürlicher Größe.

Zusatzbelichtung wegen der Luftschutzverdunkelung nicht durchgeführt werden konnte, zur Folge, daß der schwächere Typ I nahezu vollständig vernichtet

wurde. Es blieb gerade eine einzige Pflanze übrig, die dann allerdings durch Pfropfungsvermehrung im Laufe des Sommers 1940 wieder auf einen Bestand von 16 Pflanzen gebracht werden konnte. Im folgenden Winter 1940/41 ging der Typ völlig zugrunde, während die Kulturen des Typ II noch erhalten werden konnten bis zu ihrer Vernichtung infolge der Luftangriffe auf Hamburg im Juli-August 1943.

Schließlich sei noch eine Unterschiedlichkeit hervorgehoben, die den Untersuchungen an Typ I sehr hinderlich war. Während Typ II reichliche Blütenbildung aufweist, ist die Blühfähigkeit von Typ I sehr gering, so daß es schwierig war, das für die Untersuchungen nötige Blütenmaterial zusammenzutragen. So waren laut Protokolleintragungen vom 16. 8. 40 von 14 Pflanzen der Gruppe Be von blühfähiger Größe nur 5 brauchbare Blütenknospen zu erlangen. Eine andere Eintragung vom 31. 8. 40 besagt, daß 13 Be-Pflanzen abermals nur 6 brauchbare Knospen lieferten.

Insgesamt ergibt sich aus den geschilderten Einzelheiten, daß die Burdonen zwei morphologisch unterschiedliche Typen aufweisen, die sich im Habitus, in der Blattgestaltung, im Gesamtwachstum, hinsichtlich des Verzweigungsverhältnisses sowie in der Fähigkeit, Adventivwurzeln zu bilden und somit Stecklinge zu bewurzeln und schließlich in der Blühfähigkeit eindeutig unterscheiden.

b) Zytologischer Teil.

Die zytologischen Untersuchungen gingen aus von Chromosomenzählungen in der somatischen Phase, die an im Jahre 1938 von einigen Stecklingen gewonnenem Wurzelmaterial vorgenommen wurden.

Diese Zählungen ergaben einen häufigsten Wert von 42 Chromosomen bei Schwankungen von 39—47. Für dieses Ergebnis, das im Widerspruch zu den von WINKLER angegebenen Werten (52—56) steht, konnte zunächst keine befriedigende Erklärung gefunden werden. Erst später, als im Verlauf der weiteren Untersuchungen die beschriebenen 2 Typen ermittelt und bei der Untersuchung der Pollenentwicklung auch entsprechende zytologische Unterschiede festgestellt wurden, löste sich dieser Widerspruch von selbst. Danach ist den Pflanzen des Typs I der mittlere Wert von 52 Chromosomen zuzuordnen, während die Pflanzen des Typs II die niedrigere Zahl 42 als häufigsten Wert aufweisen. Die Untersuchungen an dem Stecklingswurzelmaterial des Jahres 1940 bestätigten im wesentlichen die im Vorjahr gewonnenen Ergebnisse. Jedoch stand, wie schon ausgeführt, nur wenig Material zur Verfügung, die Mitosen waren in den untersuchten Wurzeln nicht sehr zahlreich, und es konnten daher nur wenige ganz eindeutige Zählungen vorgenommen werden (Abb. 2). Die gesamten Ergebnisse sind in der folgenden Übersicht zusammengestellt (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Chromosomenwerte aus Wurzelmitosen.*

	Chromosomenanzahl									Gesamt
	39	40	41	42	43	44	45	46	47	
Anzahl gezählter Metaphasen . . .	1	1	—	7	3	2	—	1	2	17

Ergänzend können noch einige vereinzelte Zählungen aus anderen Geweben mitgeteilt werden. So konnte in 2 Fällen die Chromosomenzahl 42 aus Archesporzellan ermittelt werden und in einem anderen Fall die gleiche Zahl aus dem Gewebe der Integumente einer Samenanlage.

Abb. 2a—c. a Burdo II. Metaphase aus einer Wurzelzelle. 43 Chromosomen. b Burdo II. Metaphase aus einer Wurzelzelle. 46 Chromosomen. c Burdo II. Metaphase aus einer Archesporzelle. 42 Chromosomen. Vergrößerung etwa 2470×.

Untersuchungen an Wurzeln von Typ I waren leider ganz unmöglich, da hiervon nur einige wenige Stecklingspflanzen überhaupt sich bewurzelten und diese so schlecht im Wuchs waren, daß von ihnen kein Material gewonnen werden konnte. Man ist also bezüglich der Chromosomenwerte von Typ I allein auf die Ergebnisse der Pollenuntersuchungen angewiesen.

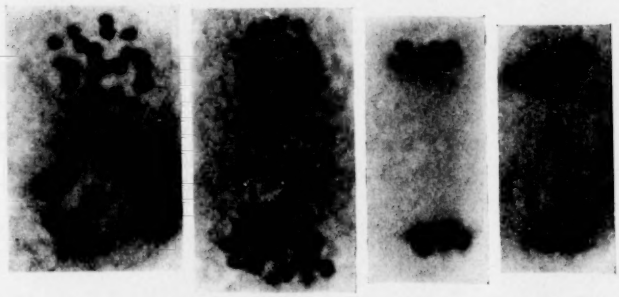
Durch das Studium der Pollenentwicklung sollte ermittelt werden, welche Chromosomenzahlen in der Gamophase der Burdonen auftreten, wieweit überhaupt mit einer normalen Pollenbildung zu rechnen ist bzw. durch welche Störungen sie behindert wird, und es sollten, soweit möglich, Anhaltspunkte gesucht werden für die Bestimmung der Zusammensetzung des Chromosomensatzes der Burdonen aus den Chromosomen der Ausgangsarten.

Die gamophasigen Chromosomenzahlen wurden durch Zählungen in der zweiten Metaphase bestimmt, deren Platten meist gut auszuwerten waren. In manchen Fällen war es sogar möglich, beide Platten einer Pollenmutterzelle zu zählen (Abb. 3a). Die Ergebnisse erbrachten die Bestätigung der morphologischen Befunde, die eine Aufspaltung des Burdo in wenigstens 2 Typen wahrscheinlich machten. Sie seien in einer Tabelle zusammengestellt wiedergegeben (Tabelle 3).

Die Untersuchungen stützten sich zunächst hauptsächlich auf die Pflanzengruppen U (Typ I) und E (Typ II). Da diese beide dem Winter 1939/40 restlos

zum Opfer fielen, mußten 1940 die weiteren Untersuchungen auf anderen Pflanzengruppen aufgebaut werden. Typ I war überhaupt nur mehr mit einer einzigen Pflanze vertreten (Be), konnte aber im Laufe des Sommers so weit vermehrt werden, daß noch einiges Material davon gewonnen werden konnte. Für Typ II wurde die Pflanzengruppe H gewählt, da hiervon am meisten Pflanzen vorhanden waren. Das gesamte im Sommer 1940 gewonnene Material konnte jedoch nicht mehr verarbeitet werden, da die Untersuchungen infolge der bevorstehenden Einberufung zur Wehrmacht abgebrochen werden mußten. Die Auswertung dieses Materials muß späterer Zeit vorbehalten bleiben.

Aus Tabelle 3 geht hervor, daß bei Typ I gamophasig der Wert 26 am häufigsten ist (Abb. 3b), der in der Zygophase dem Wert 52



a b c d

Abb. 3a—d. a Burdo II. Metaphase II, 22 Chromosomen. b Burdo I. Metaphase II. Oben 26, unten 28 Chromosomen. c 1. Anaphase, normal. d 1. Anaphase mit Nachzüglerchromosomen. Vergrößerung etwa 1760×.

entspricht. Typ II dagegen hat 21 als häufigsten gamophasigen Wert (Abb. 3a), der wiederum dem zygophasigen Wert 42 entspricht. Die Abweichungen von diesen Häufungswerten, die sich bei einigen Pflanzengruppen in der Tabelle ergeben, scheinen mir die Gesamtbeurteilung nicht wesentlich zu beeinflussen, da sie wohl meist darauf beruhen, daß hier keine genügend große Anzahl zählbarer Metaphasen gefunden wurde, so ganz entschieden bei B 145 und V, bei denen daher auch keine prozentuale Auswertung vorgenommen wurde. Bei Q hingegen ist die Abweichung so geringfügig, daß sie praktisch vernachlässigt werden kann. Es wäre möglich, daß auf Grund individueller Schwankungen bei den einzelnen Pflanzen innerhalb eines Typs sich der Mittelwert mehr oder weniger scharf aus den übrigen Werten heraushebt. Das mag auch für die Werte von B 211 gelten, obgleich die Abweichungen hier etwas größer sind. Andererseits mag es dahingestellt bleiben, ob nicht neben den beschriebenen Haupttypen noch geringfügigere Unterschiede und damit Untertypen nachweisbar wären. Die Auswertung des 1940 gewonnenen Materials sollte hier die nötige Klärung herbeiführen. Darauf muß nun aber vorerst verzichtet werden.

Tabelle 3. *Chromosomenwerte in der 2. Metaphase.*

Untersuchte Pflanzen	Chromosomenzahl in der Platte															Gesamt
	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
Typ I	—	—	—	—	—	1	2	6	4	20	12	7	1	1	—	—	54
Burdo U	—	—	—	—	—	1,8%	3,7%	11,1%	7,4%	37%	22,2%	13%	1,8%	1,8%	—	—	
Typ I	—	—	—	—	—	1	3	2	12	17	9	10	5	—	—	—	59
B 203	—	—	—	—	—	1,7%	5%	3,4%	20,3%	28,8%	15,2%	16,9%	8,5%	—	—	—	
Typ I	—	—	—	—	1	2	3	2	5	8	11	1	—	1	—	1	35
B 211	—	—	—	—	2,8%	5,7%	8,5%	5,7%	14,3%	22,8%	31,4%	2,8%	—	2,8%	—	2,8%	
Typ II	2	12	7	16	24	13	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	76
Burdo E	2,6%	15,8%	9,2%	21,1%	31,6%	17,1%	2,6%	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Typ II	—	—	—	2	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Burdo V																	
Typ II	2	2	5	7	6	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	28
Burdo Q	7%	7%	18%	25%	21,4%	14,3%	3,5%	3,5%									
Typ II	—	1	1	4	2	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	12
B 145																	

Der Gesamtverlauf der Pollenreifung ist durch Störungserscheinungen gekennzeichnet, die sich vor allem auf die Verteilung der Chromosomen in den Anaphasen auswirken. Schon die 1. Metaphase weist starke Unregelmäßigkeiten auf. Es können starke Verklumpungen wahrgenommen werden, außerdem liegen die einzelnen Chromosomengruppen in verschiedenen Höhen, dabei teilweise noch im schiefen Winkel zur Äquatorialplatte, so daß eine Beurteilung von Anzahl und Anordnung der Chromosomen weder in Polsicht noch in der Seitenansicht möglich ist. Nur waren gelegentlich einzelne Chromosomengruppen in Seitenansichten besser auszumachen, wenn sie etwas abseits der übrigen verklumpten Massen lagen. Daraus war ersichtlich, daß neben bivalenten auch univalente und trivalente Chromosomenkonfigurationen vorkommen. Jedoch kann über deren Häufigkeit und Anzahl nichts ausgesagt werden, da in keinem Fall eine Übersicht über die Gesamtheit der in der Zelle vorhandenen Chromosomen möglich war (Abb. 4c)[1].

Für den Ablauf der 1. Anaphase ist das häufige

[1] Vgl. aber S. 89.

Auftreten von Nachzüglerchromosomen bezeichnend (Abb. 3c). Über deren Anzahl und Häufigkeit gibt die folgende Tabelle eine Übersicht (Tabelle 4). Die Häufigkeit des Auftretens von Nachzüglern schwankt ziemlich beträchtlich, nämlich zwischen etwa 24% und 67% der Anaphasen. Ein ausgeprägter Unterschied zwischen den beiden Typen scheint hier nicht vorhanden zu sein, wenn auch nach den bisherigen Ergebnissen die Anzahl der Nachzügler bei Typ II bis zu etwa doppelt so groß sein kann wie bei Typ I. Es kann sich hierbei, da die einzelnen Pflanzen innerhalb der Typen sich nicht einheitlich verhalten, um individuelle Unterschiede handeln oder vielleicht auch um Beeinflussungen durch Außenfaktoren.

Wenn auch, wie aus der Tatsache des Auftretens von Nachzüglern ersichtlich ist, offenbar in der Verteilung der Chromosomen Schwierigkeiten auftreten, so kann doch wohl angenommen werden, daß sie

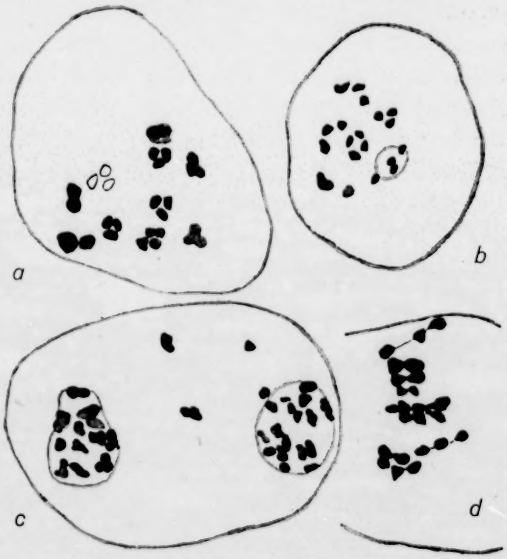


Abb. 4a—d. a Burdo II. Teil einer Diakinese mit 2 Tetrasomen und 6 Trisomen. b Burdo II. Teil einer Diakinese mit 1 ringförmigen Tetrasom. c Teil einer ersten Metaphase, 2 Trisomen, mehrere Disomen, 1 Monosom zeigend. d Interphase mit ausgestoßenen, in der Anaphase zurückgebliebenen Chromosomen. Vergrößerung etwa 2480×.

Tabelle 4. *Häufigkeit der Nachzügler in der 1. Anaphase.*

Untersuchte Pflanzen	Anzahl der Nachzügler						Anzahl Anaphasen
	0	1	2	3	4	5 und mehr	
Typ I	133	22	25	5	10	5	200
Burdo U	66,5%	11%	12,5%	2,5%	5%	2,5%	
Typ I	175	25	25	6	—	2	233
B 211	75,1%	10,7%	10,7%	2,6%	—	0,9%	
Typ II	135	31	37	12	22	6	261
Burdo E	58,6%	11,0%	14,2%	4,6%	8,4%	2,3%	
Typ II	176	55	43	12	12	4	302
Burdo V	58,2%	18,2%	14,2%	4,0%	4,0%	1,3%	
Typ II	150	32	27	4	6	6	225
Burdo Q	66,7%	14,2%	12,0%	1,8%	2,6%	2,6%	
Typ II	80	33	33	19	11	9	185
B 145	43,2%	17,8%	17,8%	10,3%	6,0%	4,8%	
Typ II	60	10	3	3	1	2	79
Burdo G	75,9%	12,6%	3,7%	3,7%	1,3%	2,6%	

im allgemeinen überwunden werden, da ja sonst in der Gamophase nicht solche Werte auftreten könnten, wie sie aus den somatischen Chromosomenzahlen bei normaler Verteilung zu erwarten wären. Insbesondere können die Nachzügler nicht schon als ausgestoßene Chromosomen gedeutet werden, was an sich naheliegt, da in der 2. Metaphase eine entsprechende Auswirkung in Gestalt einer Chromosomenverminderung wahrgenommen werden müßte. Das ist jedoch, wie schon betont, nicht der Fall. Daß bei diesen Vorgängen allerdings gelegentlich Chromosomen ausgestoßen werden, darauf weisen in der folgenden Interphase neben den eigentlichen Interphasekernen auftretende isolierte Chromosomen oder auch Mikronuklei, die sich aus mehreren solchen Chromosomen konstituiert haben, hin (Abb. 4d).

Entsprechendes, wie es für die 1. Anaphase geschildert wurde, gilt auch für die 2. Anaphase. Auch hier treten Nachzügler auf mit einer teilweise sogar noch größeren Häufigkeit (Tabelle 5). Chromosomenausstoßungen kommen auch hier vor, stehen jedoch wieder mengenmäßig in einem nur geringfügigen Verhältnis zu der Häufigkeit der Nachzügler. In der Zytokinese treten, ähnlich wie in der Interphase, isolierte Chromosomen oder Mikronuclei auf, die gelegentlich sogar dazu führen können, daß gestörte „Tetraden" von 5 oder 6 Pollenkörnern entstehen.

Abgesehen von dem Auftreten der Nachzügler in der Anaphase kann festgestellt werden, daß der Ablauf der 2. Reifungsteilung ein ziemlich normales Aussehen hat. Die Metaphasen sind, wie schon ausgeführt wurde, durchaus geordnet und übersichtlich und somit meist gut zählbar. Auch die Anaphasen haben im übrigen normales Aussehen. Das gleiche gilt auch für die Tetraden, abgesehen von dem schon genannten durch Mikronuklei bedingten Auftreten von Zwergpollen-

Tabelle 5. *Häufigkeit der Nachzügler in der 2. Anaphase.*

Untersuchte Pflanzen	Anzahl der Nachzügler						Anzahl Anaphasen
	0	1	2	3	4	5 und mehr	
Typ I	50	102	60	31	8	3	254
Burdo U	19,7%	40,2%	23,6%	12,2%	3,1%	1,2%	
Typ I	127	54	27	12	—	—	220
B 203	57,7%	24,5%	12,3%	5,5%	—	—	
Typ I	110	41	17	10	—	2	180
B 211	61,1%	22,8%	9,4%	5,5%	—	1,1%	
Typ II	92	67	51	29	12	2	253
Burdo E	36,4%	26,5%	20,2%	11,5%	4,7%	0,8%	
Typ II	55	48	23	8	1	1	136
Burdo V	40,4%	35,3%	16,9%	5,9%	0,7%	0,7%	
Typ II	60	47	48	6	1	2	164
Burdo Q	36,6%	28,6%	29,2%	3,7%	0,6%	1,2%	

körnern. Der reife Pollen ist jedoch fast völlig unbrauchbar. Zählungen ergaben, daß bestenfalls 2—4% (bei Typ II) als gut angesehen werden können. Jedenfalls sehen bei diesem Prozentsatz die Körner rund und gefüllt aus, während die Masse der übrigen geschrumpft und verkümmert ist. Der Inhalt macht allerdings auch bei dem für „gut" befundenen Teil der Körner nicht den Eindruck wie bei normalem Pollen von *Solanum lycopersicum*. Er hat meist ein grobblasiges Aussehen, als ob er vacuolisiert wäre oder Fetttröpfchen oder andere ähnlich stark lichtbrechende Substanzen enthielte. Es ist also noch sehr fraglich, ob selbst dieser Bruchteil keim- und befruchtungsfähig wäre.

Es scheint nach allem nicht so, als ob die Untauglichkeit des Pollens nur mit den während der Reifungsteilungen auftretenden sichtbaren Störungserscheinungen zusammenhinge, da die Tetraden und jungen Pollenkörner zunächst noch keine Degeneration zeigen. Diese tritt dann aber offenbar sehr rasch ein, so daß zur Zeit der vollen Blüte bereits die beschriebenen Schrumpfungserscheinungen eingetreten sind. Es dürften also innere Unstimmigkeiten vorliegen, die den Pollen funktionsunfähig machen und ihn zur Degeneration bringen. Deren Ursache ist wohl in Störungen innerhalb des Genoms zu suchen.

Über die Zusammensetzung des Chromosomensatzes konnten aus den vorliegenden Untersuchungen keine Anhaltspunkte gewonnen werden.

Es wurden vergleichsweise Untersuchungen in der 1. und 2. Metaphase angestellt. Es ergab sich, daß wohl Größenunterschiede zwischen *lycopersicum*- und *nigrum*-Chromosomen vorliegen, derart, daß die *nigrum*-Chromosomen durchschnittlich etwas größer erscheinen als die *lycopersicum*-Chromosomen, daß aber eine Bestimmung einzelner Chromosomen der Burdonen auf Grund ihrer Größe unmöglich war, da in den beiden Chromosomensätzen von *S. nigrum* und *S. lycopersicum* durchaus gleiche Größenordnungen vorkommen, jedoch in verschiedener Anzahl. Außerdem können geringfügige Quellungsunterschiede bei der Fixierung in Anbetracht der an sich minimalen Größenunterschiede, die nicht einmal meßbar sind, da sie nur Bruchteile von Mikra betragen, die Unterschiede so verwischen, daß eine selbst oberflächliche Beurteilung unmöglich wird.

Auch hinsichtlich der Färbung konnte keinerlei Unterschied zwischen *lycopersicum*- und *nigrum*-Chromosomen festgestellt werden, da völlig gleichbehandeltes auf dem gleichen Objektträger beobachtetes Material keinen Färbungsunterschied zwischen den Chromosomen beider Arten erkennen ließ. Eine Bestimmung der Chromosomen des Burdo auf Grund unterschiedlicher Färbung war also nicht möglich.

Ebensowenig war es möglich, derart charakteristische Gestaltsunterschiede der Chromosomen festzustellen, daß es vielleicht möglich

gewesen wäre, einzelne Chromosomen des Genoms der Burdonen etwa auf Grund ihrer Gestalt bestimmen zu können.

Auch aus der Diakinese und den Prophasestadien waren bisher keine auswertbaren Hinweise zu gewinnen. Es mag immerhin sein, daß eine intensive Bearbeitung insbesondere der Prophase noch Ergebnisse zeitigen könnte; das würde aber eine vorherige Klarstellung der Verhältnisse bei *S. lycopersicum* und *S. nigrum* notwendig machen.

Über gestaltliche Verschiedenheiten der Tomatenchromosomen ist wenig, über die der Nachtschattenchromosomen gar nichts bekannt.

M. M. LESLEY (1926) stellt fest, die Tomatenchromosomen seien kurze Stäbchen ohne bestimmte Individualität. Die gleiche Angabe macht COOPER (1931), er will jedoch 2 Gruppen unterscheiden können, nämlich 8 Paar große und 4 Paar erheblich kleinere Chromosomen, ersichtlich aus der 1. Metaphase. Demgegenüber betonen jedoch LESLEY und LESLEY (1935), daß sie diese Feststellung niemals haben machen können. Auch in unseren Vergleichspräparaten von *S. lycopersicum* konnten keine derart auffälligen Größenunterschiede wahrgenommen werden.

Genetisch konnten 11 der 12 im gamophasigen Genom der Tomate vorhandenen Chromosomen von J. W. LESLEY unterschieden werden. In der Nachkommenschaft seiner triploiden Tomaten fanden sich morphologisch unterschiedliche Formen mit 25 Chromosomen, die als einfach-trisome Formen mit je einem überzähligen Chromosom beschrieben wurden (LESLEY 1928). Da bei der Tomate 12 bezüglich ihrer genetischen Qualität unterschiedliche Chromosomen vorausgesetzt werden können, müssen 12 verschiedene einfachtrisome Formen möglich sein, in denen jeweils ein anderes Chromosom aus dem Genom überzählig vorhanden wäre. Nach seiner Arbeit von 1928 kann LESLEY 9 von den 12 möglichen Formen nachweisen. Später (LESLEY und LESLEY 1935) wird kurz erwähnt, daß bereits 11 Formen bekannt sind. Das jeweils überzählige Chromosom wird mit einem großen Buchstaben bezeichnet, und es werden somit die Formen Triplo-A, Triplo-B, Triplo-C usw. mit den zugehörigen zygophasigen Genomen 2n + A, 2n + B, 2n + C usw. unterschieden.

Diese genetisch ermittelten Chromosomen, denen auch bestimmte Gene zugeordnet werden können, sind nun zunächst gestaltlich innerhalb des Genoms nicht zu unterscheiden. LESLEY und LESLEY (1935) haben dann jedoch ein Chromosom mit einer gestaltlichen Eigentümlichkeit entdecken können, die es klar von den übrigen Chromosomen des Genoms unterscheidet. Es ist das A-Chromosom, das einen Trabanten besitzt. Es konnten sogar bei verschiedenen Tomatenrassen 3 nach der Größe der Trabanten unterschiedliche A-Chromosomen ermittelt werden, das „kurze", das „lange" und das „sehr lange"

A-Chromosom (LESLEY und LESLEY 1935; M. M. LESLEY 1938). Die von WINKLER für seine Versuche benutzte Tomatensorte „König Humbert" wird als zur Gruppe mit dem „kurzen" A-Chromosom gehörig angegeben. Im allgemeinen, stellen LESLEY und LESLEY fest, sind die Chromosomen der Tomate mit Ausnahme des „langen" A-Chromosoms (das also in der Sorte „König Humbert" nicht vorkommt) in der Größe ziemlich ähnlich. Jedoch ist aus der Diakinese in Pollenmutterzellen einiger trisomer Typen ersichtlich, daß das H-Chromosom eines der 2 kleinsten ist, während das kurze A- und die B-, I- und J-Chromosomen verhältnismäßig lang sind. Weder bei den Burdonen noch bei den zum Vergleich herangezogenen Tomatenpräparaten hat bisher das A-Chromosom mit dem Trabanten nachgewiesen werden können. Die Angaben bezüglich Größe und Gestalt der übrigen Chromosomen sind aber noch zu unbestimmt, um mit ihnen die einzelnen Chromosomen innerhalb des Gesamtgenoms der Tomate eindeutig erkennen zu können.

Damit ist also für eine Bestimmung der Zusammensetzung des Burdonengenoms vorerst nichts gewonnen. Zunächst ist die Anzahl der Chromosomen hier größer als in der Tomate und außerdem kommen noch die Nachtschattenchromosomen hinzu. Angenommen, es würde eine bestimmte Anzahl kleiner Chromosomen ermittelt, so ließe sich doch noch keinesfalls darauf schließen, wieviele davon von der Tomate und wieviele vom Nachtschatten stammten oder gar, ob gerade das Tomaten-H-Chromosom darunter wäre. Ebensowenig ließe sich aus einer Gruppe von „verhältnismäßig langen" Chromosomen ermitteln, ob gerade die B-, I- und J-Chromosomen dabei wären. Lediglich dem A-Chromosom mit seinem Trabanten wird in künftigen Untersuchungen erhöhte Aufmerksamkeit zugewandt werden müssen.

Die Untersuchung der Makrosporenentwicklung vermochte ebenfalls nicht zur Klärung dieser Frage beizutragen, obgleich hier die Strukturen größer und gegebenenfalls besser zu deuten sind als bei den Pollenmutterzellen. Brauchbare Bilder sind recht selten, was durch die Nachteile der Mikrotommethode in Anwendung auf die Fruchtknoten gegenüber der Ausstrichmethode, wie sie bei den Antheren angewandt wurde, bedingt ist.

Neben guten, normal aussehenden Prophasen (Abb. 5a) fielen auch solche auf, bei denen die Chromosomen offenbar eine Zerfallstendenz zeigten (Abb. 5b). Sie wurden als Degenerationserscheinungen gedeutet. Mit Bestimmtheit lassen sich solche Degenerationen in den späteren Stadien feststellen. So waren in der Diakinese teils Verklumpungen, teils Auflösungserscheinungen wahrnehmbar (Abb. 5c, d). Die Metaphasen zeigten neben normal aussehenden Bildern ähnliche Störungen, wie sie bei den Pollenmutterzellen beschrieben wurden,

also Zusammenballung von Chromosomen und ungleichmäßige Verteilung, so daß neben in der Zellplatte geordneten Chromosomen

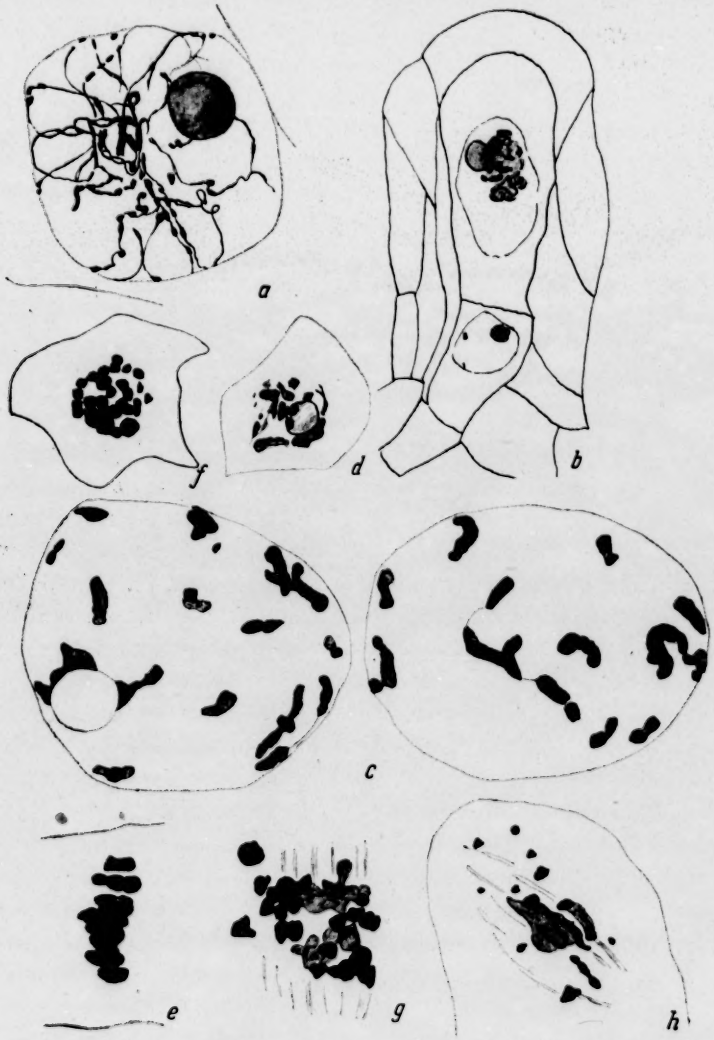


Abb. 5 a—h. a Makrosporenmutterzelle. Zygotän. b Embryosack mit Makrosporenmutterzelle. Degenerierende Prophase. c Makrosporenmutterzelle. Normale Diakinese, in 2 Ebenen gezeichnet. d Makrosporenmutterzelle. Diakinese in Degeneration. e Makrosporenmutterzelle. 1. Metaphase, normal, von der Seite. f Makrosporenmutterzelle. 1. Metaphase, Polansicht. Verklumpungen von Chromosomen. g Makrosporenmutterzelle. Frühe 1. Anaphase, stark gestört. h Makrosporenmutterzelle 1. Anaphase, stark gestört. Vergrößerung b etwa 1240×, d etwa 1600×, alle übrigen etwa 2480×.

andere außerhalb weit verstreut lagen (Abb. 5e, f, g). An sich waren diese Stadien und noch mehr die späteren schwer aufzufinden, da bei weiter fortschreitender Entwicklung in zunehmendem Maße die

Strukturen innerhalb des Nucellus unkenntlich wurden, da letzterer mitsamt seinem Inhalt in sich zusammengesunken erschien und die ganze Nucellusmasse stark Farbstoff gespeichert hatte (Abb. 5h und 6).

Diese Befunde gleichen denen, die von KRÜGER (1932) an den *Solanum*-Chimären gemacht wurden. Daraus wurde der Schluß gezogen, daß die Makrosporenmutterzellen bereits auf sehr frühem Entwicklungsstadium (Prophase-Diakinese) zum größten Teil zugrunde gehen, so daß spätere Stadien immer seltener auffindbar werden, da die Anzahl der Zellen, die sich noch in spätere Phasen hineinretten, immer geringer wird. Tatsächlich waren Prophasen in den entsprechenden Fruchtknoten überall zu finden, Diakinesen auch noch reichlich, erste Metaphasen bereits wesentlich seltener, erste Anaphasen nur mehr ganz vereinzelt, spätere Stadien größtenteils überhaupt nicht mehr. Im großen und ganzen verlaufen diese Vorgänge bei beiden Burdonentypen gleich, jedenfalls konnten keine strukturellen oder statistisch faßbaren Unterschiede festgestellt werden. Auffallenderweise wurden bei Typ I einige spätere Entwicklungsstadien gefunden, die bisher vergeblich gesucht wurden, wobei zu berücksichtigen ist, daß von Typ I sehr viel weniger Material zur Verfügung stand. Während nämlich bei Typ II spätere Entwicklungsstadien als die erste Anaphase mit Sicherheit nirgends festzustellen waren, wurden bei Typ I eine normal aussehende Interphase und sogar eine Makrosporentetrade gefunden (Abb. 7a, b). Ob es sich hierbei um einen tatsächlichen Unterschied zwischen den beiden Typen oder nur um Zufälligkeiten handelt, kann nicht gesagt werden. Die Weiterentwicklung der Makrospore und die Embryosackbildung konnte bisher in keinem Fall festgestellt werden, so daß anzunehmen ist, daß die Makrosporen, wenn die Entwicklung überhaupt schon einmal so weit fortschreitet, zugrunde gehen. Damit erklärt es sich von selbst, warum eine Samenbildung beim Burdo nicht erfolgen kann. So nimmt es nicht mehr Wunder, wenn bisher alle Bestäubungsversuche erfolglos geblieben sind. Immerhin wäre es denkbar, daß in einigen ganz seltenen Fällen doch einmal ein normaler Embryosack gebildet würde. Dann wäre allerdings wieder fraglich, ob die Eizelle im Falle einer Befruchtung entwicklungsfähig sein würde. Berücksichtigt man nun noch den sehr geringen

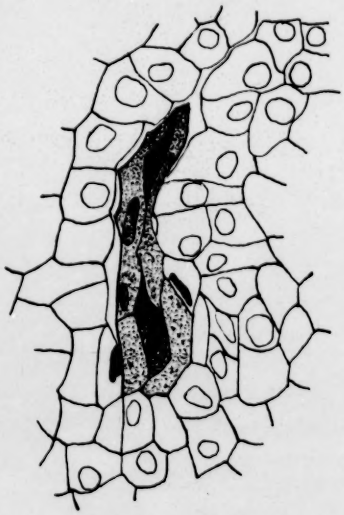


Abb. 6. Degenerierter Embryosack. Vergrößerung etwa 670×.

Prozentsatz guten Pollens, dessen Keimfähigkeit ja auch noch nicht erwiesen ist, so kommt man zu dem Ergebnis, daß eine Samenbildung beim Burdo tatsächlich so gut wie ausgeschlossen ist. WINKLER weist (1938) auf die Möglichkeit hin, die Unstimmigkeiten innerhalb eines

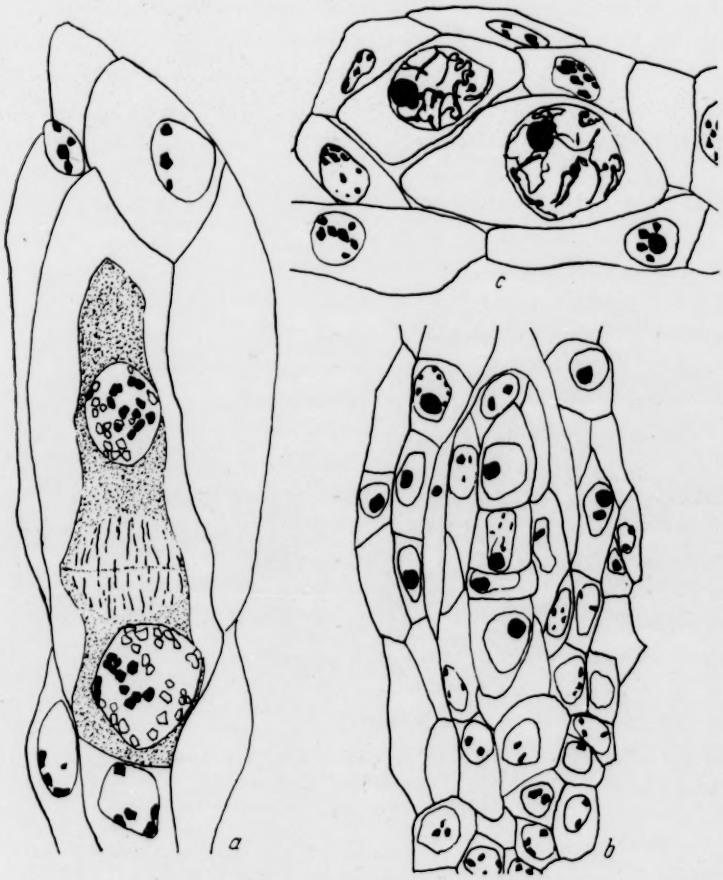


Abb. 7a—c. a Makrosporenmutterzelle von Burdo I. Interphase. b Burdo I. Embryosack mit Makrosporentetrade. c Teil eines Embryosackes mit 2 Makrosporenmutterzellen in Prophase. Vergrößerung a und c etwa 1700×, b etwa 850×.

heterogenen Genoms durch Verdoppelung des ganzen Chromosomensatzes aufzuheben oder wenigstens zu mildern. So weit ich im Bilde bin, sind seit dem Sommer 1940 von WINKLER fortlaufend an den Burdonen Versuche durchgeführt worden, durch Einwirkung von Colchicin eine Verdoppelung des Chromosomensatzes zu erreichen und dadurch die Ursachen der Sterilität wenn möglich auszuschalten. Über die Ergebnisse dieser Versuche teilte mir Herr Prof. WINKLER mit, daß er im Jahre 1943 2 Sprosse erhalten habe, „die ihrem Habitus

nach vermutlich polyploidisiert waren. Einer hatte schon geblüht, der Pollen war relativ gut, auch seine Größe ließ Erfolg der Colchicinbehandlung vermuten. Die Blüte, die einzige, die vor der Katastrophe offen war, ist mit sich selbst betäubt worden." Infolge der Vernichtung der Burdonenkulturen sind auch diese Versuche nicht zum Abschluß gekommen.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß gelegentlich in einem Nucellus 2 Makrosporenmutterzellen gefunden wurden, was ja auch bei der Tomate nicht allzu selten ist (Abb. 7c). Ferner konnten bezüglich der Entwicklung der Samenanlage ähnliche Beobachtungen gemacht werden, wie sie von KRÜGER bei den *Solanum*-Chimären vorliegen. Offenbar bleibt anfangs das Wachstum der Integumente hinter dem des Nucellus zurück, so daß dieser aus der Mikropyle herausragt. Bei *Solanum lycopersicum* findet man dergleichen auch, aber nur bei den Prophasestadien, während bei späteren Stadien der Nucellus bereits in den Nucellarraum zurückgezogen ist. Beim Burdo hingegen findet man den Nucellus noch im Diakinese- und Metaphasestadium weit aus der Mikropyle herausragend.

Die Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen können dahingehend zusammengefaßt werden, daß sie

1. die Bestätigung für die morphologischen und physiologischen Befunde erbringen, wonach 2 Typen von Burdonen zu unterscheiden sind, deren einer (Typ I) die zygophasige Chromosomenzahl 52, gamophasig 26 besitzt, während der andere (Typ II) die zygophasige Chromosomenzahl 42, gamophasig 21 aufweist,

2. daß die Anordnung der Chromosomen in der 1. Metaphase und ihre spätere Verteilung sowohl in der 1. wie in der 2. Anaphase durch beträchtliche Störungserscheinungen behindert wird,

3. daß diese Störungen keine unbedingte Erklärung für die Unbrauchbarkeit des Pollens abgeben,

4. daß die Sterilität der Burdonen sowohl auf Unbrauchbarkeit des Pollens wie darauf zurückzuführen ist, daß die Makrosporenmutterzellen auf sehr frühem Entwicklungsstadium degenerieren, so daß eine Makrosporenbildung nur sehr selten, eine Embryosackbildung wohl nie stattfindet;

5. geben die zytologischen Befunde keinen Anhalt über die Zusammensetzung des Genoms.

D. Besprechung der Ergebnisse.

Das bemerkenswerteste und überraschendste Ergebnis der Untersuchungen dürfte wohl die Ermittlung der 2 Burdonentypen sein. Wohl hatte WINKLER (1938) bereits darauf hingewiesen, daß die Schwankungen in der Blattgestaltung des Burdo außerordentlich groß

sei, aber er hatte doch nach dem damaligen Bestand an Burdonenindividuen angenommen, daß er es im großen und ganzen mit einem einheitlichen Pflanzentyp, wenn auch von großer morphologischer Variabilität zu tun habe.

Nachdem es nach den jetzt vorliegenden morphologischen und zytologischen Ergebnissen außer Zweifel steht, daß in dem letzten Bestand tatsächlich 2 eindeutig unterschiedliche Burdonentypen vorlagen, erhebt sich die Frage nach deren Ursprung. Man ist hier jedoch mangels sicherer Anhalte allein auf Mutmaßungen angewiesen. Folgende Deutungen wären denkbar:

1. Beide Typen sind unabhängig voneinander entstanden. Das hätte aber wohl kaum unbemerkt bleiben können, da die Kulturen und insbesondere die Neubildung von Burdonenpflanzen aus der Diektochimäre jahrelang sorgfältig beobachtet wurden. Auch weist WINKLER (1938, S. 700) ausdrücklich darauf hin, daß „individuelle Verschiedenheiten zwischen den 6 bisher aus der Diektochimäre entstandenen Burdonen nicht in Betracht kommen, da bei allen 6 Individuen die gleichen Schwankungen und Blattformen vorkommen".

2. Der eine Typ hat sich aus dem anderen entwickelt. Das könnte man sich in ähnlicher Weise vorstellen, wie WINKLER (1938) auch die Schwankungen in der Blattgestalt zu deuten versucht. Dabei werden die beobachteten Änderungen mit möglicherweise in den Zellen, aus denen die Blattanlagen hervorgegangen sind, stattgehabten Veränderungen des Chromosomensatzes in Verbindung gebracht. Man könnte sich nun vielleicht vorstellen, daß, wie Zellen mit geänderter Chromosomenzahl am Aufbau einer Blattanlage beteiligt sein und auf Grund ihres Genoms eine von den übrigen Blättern unterschiedliche Gestalt bedingen können, so auch einmal die Bildung einer Sproßanlage auf Abkömmlinge einer Zelle mit einer von den anderen Zellen verschiedenen Chromosomenzahl zurückzuführen sein könnte.

Daß das im Bereich der Möglichkeit läge, geht aus den Ergebnissen der Chromosomenzählungen in der Zygophase hervor, die starke Schwankungen erkennen lassen. Dennoch stehen einer solchen Deutung beträchtliche Schwierigkeiten entgegen. Zunächst wäre schon einmal festzustellen, daß die Unterschiedlichkeit in den zygophasigen Chromosomenzahlen der beiden Typen, 52 bzw. 42, größer ist, als daß sie von dem beobachteten Schwankungsbereich zwischen 39 und 47 erfaßt würde, wobei allerdings zu bemerken ist, daß der Schwankungsbereich des höherchromosomigen Typs I nicht bekannt ist. Man müßte also schon annehmen, daß eine vereinzelte Zelle mit wesentlich anderer Chromosomenzahl plötzlich die Bildung eines Sproßvegetationspunktes hervorgerufen hätte, dessen Zellen dann die der Ursprungszelle eigentümlichen Chromosomenzahlen aufweisen müßten. Das ist um

so schwerer verständlich, als trotz der tatsächlich vorhandenen Schwankungen innerhalb der einzelnen Typen diese keine neuen Typen hervorgebracht haben, sondern bemerkenswert konstant geblieben sind. Jedenfalls kann dies von den zuletzt unter Beobachtung gehaltenen Pflanzengruppen behauptet werden. Einschränkend muß jedoch gesagt werden, daß die Beobachtung sich nicht auf eine genügend lange Zeit erstreckte, um eine Konstanz der Typen mit Sicherheit nachweisen zu können, wiewohl es den Anschein hatte.

Im einzelnen wären folgende beiden Möglichkeiten zu unterscheiden:

a) Typ I ist der primäre, Typ II hat sich aus ihm entwickelt. Das wäre nur denkbar im Zusammenhang mit einer Eliminierung von im Durchschnitt 10 Chromosomen oder durch Bildung eines 42-chromosomigen Vegetationspunktes aus einer Zelle, die gerade zufällig diese Chromosomenzahl gehabt hätte. Das kann jedoch als reichlich unwahrscheinlich angesehen werden. Vor allem erscheint diese Deutung darum ausgeschlossen, weil der Habitus von Typ I völlig anders ist als der von WINKLER an seinen ersten Burdonenkulturen beschriebene, der nämlich völlig mit dem Habitus von Typ II übereinstimmt. Dieser muß daher als der ursprünglichere angesehen werden. Rätselhaft bleibt hierbei nur, wie sich diese Anschauung mit den von WINKLER vorgenommenen Chromosomenzählungen vereinbaren läßt, der für seine Pflanzen 52 Chromosomen ermittelte, während dem Typ II eindeutig sowohl nach den Zählungen in der Zygophase wie in der Gamophase 42 Chromosomen zukommen.

b) Typ II ist der primäre, Typ I ist aus ihm hervorgegangen. Daß Typ II vermutlich der ursprünglichere ist, wurde oben bereits auseinandergesetzt. Wie erklärt sich jedoch dann die Entwicklung der höherchromosomigen Typen aus dem niederchromosomigen? Nach den in dieser Arbeit vorliegenden Ergebnissen reicht der Schwankungsbereich weder in der Zygophase noch in der Gamophase zu einer solchen Ableitung aus. Einzig die Zählungen von WINKLER gestatten einen Hinweis, daß nämlich doch in den ersten Burdonenpflanzen 52chromosomige Zellen vorhanden gewesen sein müssen, die die Bildung eines selbständigen 52chromosomigen Typs ermöglichten. Man muß danach wohl annehmen, daß der Schwankungsbereich in den Chromosomenzahlen bei den ersten Burdonenpflanzen anfangs beide Typen umfaßte und daß allmählich erst eine Sonderung eingetreten ist. Gegenüber der Feststellung von WINKLER, daß die Blattgestalt anfangs starke Schwankungen aufwies, wäre hervorzuheben, daß später die Typen in sich größere Konstanz zeigten. Auf diese Tatsache wurde bereits hingewiesen. Sie mag mit der gebührenden Vorsicht immerhin zur Stützung unserer Vorstellung von der Entwicklung der beiden Burdonentypen beitragen. Sie gewinnt einige Wahrscheinlichkeit durch einige sich

in meinem Photomaterial befindende Aufnahmen die die Entwicklung eines andersartigen Sprosses auf Pfropfungspflanzen der Gruppe H (Typ II) zeigen, die in der Blattgestalt große Ähnlichkeit mit Typ I aufweisen (Abb. 6). Leider konnten sie nicht mehr untersucht und auch kein Material mehr von ihnen genommen werden.

3. Es wäre denkbar, daß die zuerst gewonnenen Burdonen insofern keine einheitlichen Pflanzen gewesen wären, als es sich bei ihnen um komplizierte Periklinalchimären gehandelt haben könnte, etwa um Diektochimären mit den Zellen des Typus II als Ektosoma und Zellen von Typ I als Endosoma. Den Aufbau müßte man sich also gemäß dem Schema II II I I ..... vorstellen.

Der Habitus würde vermutlich weitgehend dem des reinen Typus II entsprochen haben, da entwicklungsphysiologisch die beiden äußeren Schichten des Vegetationspunktes wesentlich maßgeblicher für die Gestaltung sind als das Endosoma. Andererseits würde das von WINKLER festgestellte schwache Bewurzelungsvermögen seine Erklärung darin finden, daß die Adventivwurzeln, die ja endogenen Ursprungs sind, sich aus Gewebe von Typ I, das hier als Endosoma vorgelegen hätte, hätten bilden müssen. Daß dazu jedoch bei Typ I nur sehr geringe Neigung besteht, ist hier gezeigt worden. Die Trennung der in einer solchen Chimäre vereinten beiden Typen wäre ebenso leicht möglich gewesen wie die von *Solanum proteus* in *S. lycopersicum* und *S. nigrum*.

So einleuchtend zunächst diese Deutung erscheinen mag — behebt sie doch die Schwierigkeiten, die sonst nur schwer zu erklären sind, so die Trennung der beiden Typen, das schlechte Bewurzelungsvermögen der zunächst gewonnenen Sprosse, die Widersprüche zwischen den zytologischen und morphologischen Befunden von WINKLER einerseits und den hier vorgetragenen andererseits — so stellen sich ihr doch erhebliche Argumente entgegen, die sie wenig wahrscheinlich machen.

Es ist schwierig, sich vorzustellen, wie der Aufbau einer derart komplizierten Pflanze ermöglicht werden konnte. Erinnern wir uns der Entstehungsgeschichte der Burdonen, so ist folgendes festzustellen:

1. Die Monektochimäre Burdo X besaß eine 52chromosomige Epidermis.

2. Die Diektochimäre mit Burdonenektosoma ist aus der Monektochimäre so entstanden, daß durch periklinale Wandbildung in der Epidermis eines Vegetationspunktes der Monektochimäre ein zweischichtiges Burdonenektosoma gebildet wurde.

3. Es ist festgestellt worden, daß „in allen denjenigen Geweben, die entwicklungsgeschichtlich auf die erste und die zweite Außenlage des Vegetationspunktes zurückzuführen sind, die Mitosen, soweit sie zählbar waren, 52—56 Chromosomen hatten" (WINKLER 1938, S. 684).

Um aus diesen Gegebenheiten die Bildung der angenommenen Chimäre zu ermöglichen, müßten entgegen allen Aussagen hierüber in dem maßgeblichen Gewebe des Vegetationspunktes des Diektoburdo, den beiden Außenschichten also, vereinzelt auch einmal anderschromosomige, also auch 42chromosomige Zellen vorgekommen sein. Insbesondere in der Epidermis müßte sich eine 42chromosomige Zelle befunden haben, wenn beim nachfolgenden „Rückschlag" zur Außenkomponente des Diektoburdo, dem Vollburdo also, sich ein 42chromosomiges Dermatogen über einem 52chromosomigen Kern gebildet haben sollte. Es müßte also gerade in dem Vegetationspunkt, aus dem ein Vollburdosproß hervorgegangen ist, in der Epidermis sich eine 42chromosomige Zelle befunden haben, die in der Folge die Epidermis des Burdo aufgebaut und weiterhin durch periklinale Wandbildung auch Veranlassung zur Bildung einer 42chromosomigen Subepidermalen gegeben hätte.

Ist es schon schwierig, wenn auch vielleicht nicht ganz unmöglich, sich eine derartige Häufung von Zufälligkeiten als einmaligen Vorgang vorzustellen, so erscheint es doch ganz unwahrscheinlich, daß dergleichen in 6 verschiedenen, voneinander unabhängigen Fällen (da ja der Burdo 6mal aus dem Diektoburdo hervorgegangen ist) sich in der gleichen Weise zugetragen haben sollte. Zu einem späteren Zeitpunkt als dem geschilderten kann die Bildung eines derart komplizierten Pflanzenkörpers nicht von statten gegangen sein, da sie sich dann im Zusammenhang mit morphologischen Veränderungen vollzogen haben müßte, die nicht hätten übersehen werden können.

Es bliebe zu erwägen, ob vielleicht bereits der Diektoburdo einen zusammengesetzten Aufbau gehabt haben könnte, mit einer Epidermis mit 42 oder einer in der Nähe gelegenen Anzahl Chromosomen und einer Subepidermalen mit 52—56 Chromosomen über dem Nachtschattenkern. Dann wäre daraus die angenommene Burdonenchimäre so entstanden, daß durch periklinale Wandbildung in der Epidermis das 42chromosomige Ektosoma verdoppelt und so die Voraussetzung zur Bildung der Chimäre mit 2schichtigem 42chromosomigem Ektosoma über einem 52chromosomigen Endosoma geschaffen worden wäre. Man könnte sich sogar vorstellen, daß gerade der Vorgang der Verdoppelung des 42chromosomigen Ektosomas Veranlassung zur Bildung eines Vegetationspunktes gegeben haben könnte, dessen Kern nunmehr ausschließlich aus der dritten, eben der 52chromosomigen Burdonenschicht gebildet würde. So würde es auch verständlich erscheinen, daß die neugebildeten Burdonensprosse miteinander im Habitus übereinstimmten, da sie dann immer aus dem gleichen Anlaß entstanden wären.

Die Hauptschwierigkeit hierbei ist wieder die Frage nach dem Ursprung einer 42chromosomigen Epidermis, da weder beim Monektoburdo X noch beim Diektoburdo andere Chromosomenzahlen als um 52 festgestellt worden sind. Immerhin wäre es denkbar, daß sich das Vorhandensein von 42chromosomigen Zellen der Wahrnehmung entzogen haben könnte, da die Pflanzen nicht fortlaufend unter zytologischer Beobachtung gestanden haben und die morphologischen Folgeerscheinungen nicht so auffälliger Art zu sein brauchten, daß sie sofort als wesentliche Abweichungen von dem ohnehin schwankenden Habitus hätten erkannt werden müssen. Zu bedenken ist hierbei jedoch die Feststellung von WINKLER (1938, S. 685), daß offenbar die genotypische Konstitution der Epidermis entscheidend ist für bestimmte Faktoren der Blattgestalt, hier insbesondere für die Blattrandzähnelung.

Nun zeigen nämlich die Blätter des 42chromosomigen *lycopersicum*-ähnlichen Typs II deutliche Randzähnelung, während sie den Blättern des 52chromosomigen *nigrum*-ähnlichen Typs I fehlt. Den Blättern der Monektochimäre X fehlt ebenfalls die Randzähnelung, was durch die 52chromosomige Epidermis mit ausgeprägten *nigrum*-Merkmalen seine Erklärung findet. Müßten nun nicht die Blätter eines Diektoburdo, dessen Epidermis 42chromosomige Zellen aufwiese, eine Randzähnelung haben, wie es bei dem 42chromosomigen Vollburdo der Fall ist? Das wäre nach dem von WINKLER Gesagten wohl zu erwarten. Nun fehlt aber dem Diektoburdo die Blattrandzähnelung. Man müßte also, um an der beschriebenen Vorstellung festzuhalten, schon annehmen, daß bis zu einem gewissen Grade auch der Genotypus der Subepidermalen und der weiter darunter liegenden Schichten auch auf die Blattrandzähnelung von Einfluß sein können. Das wäre in diesem Fall so vorzustellen, daß die *nigrum*-Charaktere, die ohnehin in den 42chromosomigen Zellen enthalten, jedoch nicht ausgeprägt genug sind, um die Blattrandzähnelung zu hemmen, durch den noch stärker *nigrum*-ähnlichen Genotypus der 52chromosomigen Subepidermalen und schließlich des reinen *nigrum*-Endosomas verstärkt dennoch die dem Genotypus der Epidermis nach zu erwartende Blattrandzähnelung unterdrückt hätten.

Die hier angestellten Betrachtungen veranschaulichen, daß es unmöglich erscheint, auf Grund der bisher bekannten Daten über die Natur der Burdonen eine sichere Vorstellung von der Entstehung der beobachteten beiden Typen zu entwickeln, die alle morphologischen und zytologischen Befunde in befriedigender Weise zu erklären vermag. Die unter 1 und 2a entwickelten Anschauungen können jedoch völlig ausgeschaltet werden, da sie mit den Gegebenheiten durchaus nicht in Einklang zu bringen sind. Die unter 2b und 3 dargelegten Vorstellungen würden einer eingehenden Prüfung auf Grund neuer und

umfangreicherer Untersuchungsbefunde bedürfen, um eine wirklich begründete Hypothese über den Ursprung der Burdonentypen aufstellen zu können. Das ist jedoch jetzt leider nicht mehr möglich.

Ein Vergleich der Stecklingspflanzen mit den Pfropfungen zeigt, daß der Wuchs der Stecklingspflanzen entschieden kräftiger ist, die Blätter sind größer und von kräftigerer Farbe. Der von WINKLER festgestellte Pyramidenwuchs tritt hier kaum in Erscheinung, wie sich am Photomaterial leicht belegen läßt. Der ganze Habitus hat ein mehr normales Aussehen. Allerdings ist auch hier das starke Längenwachstum der Internodien auffallend.

Diese Feststellungen dürften wohl darauf hindeuten, daß die Pflanzen mit eigenem Wurzelsystem entschieden besser gedeihen als auf der bisher meist verwandten Pfropfungsunterlage *Solanum nigrum*[1].

Dieses Ergebnis steht nun durchaus im Gegensatz zu den Erfahrungen von WINKLER, der betonte, daß den Burdonenpflanzen „die Befähigung, Adventivwurzeln zu bilden, so gut wie völlig abgeht". Wie aus den hier geschilderten Versuchen mit Burdonenstecklingen hervorgeht, waren die Ergebnisse durchaus zufriedenstellend und ermutigend. Lediglich die Pflanzen des Typs I zeigten nur geringe Neigung sich zu bewurzeln und kümmerten, auch wenn schon einmal eine Bewurzelung eingetreten war. Vielleicht kann das als Hinweis für den negativen Verlauf der Versuche WINKLERs gewertet werden, zumal im Zusammenhang mit Vorstellungen, wie sie oben über den Ursprung der unterschiedlichen Typen entwickelt wurden.

Ob der günstigere Ausfall unserer Versuche allein auf die Wirkung des angewandten Wuchsstoffpräparates zurückzuführen ist, kann nicht mehr entschieden werden, da Kontrollversuche ohne das Präparat wegen der verhältnismäßig geringen Menge geeigneten Stecklingsmaterials nicht durchgeführt wurden und für weitere Zukunft vorgesehene Versuche nun nicht mehr möglich sind, da die Kulturen vernichtet sind. Es kann daher nur als Vermutung ausgesprochen werden, daß der Erfolg doch wohl mehr auf genotypische Veranlagung zurückzuführen sein dürfte als auf die Wirkung des Präparats. Dafür spricht immerhin die Tatsache, daß sich die beiden Typen trotz gleicher Behandlung so eindeutig unterschiedlich verhielten. Natürlich ist es wohl möglich und soll nicht bestritten werden, daß sich das Wuchsstoffpräparat zusätzlich förderlich ausgewirkt hat.

An den zytologischen Befunden sind in erster Linie die außerordentlichen Schwankungen in den Chromosomenzahlen sowohl der vegetativen wie der generativen Phase hervorzuheben. Vor allem ist

[1] Seit dem Sommer 1940 wurden als Pfropfungsunterlagen *Solanum aviculare* und *Cyphomandra betacea* verwandt, die sich für die Überwinterung besser bewährten.

bemerkenswert, daß die ermittelten Hauptwerte nur wenig aus den Nachbarwerten herausragen. Es ist besonders bedauerlich, daß diese Objekte nicht auf längere Dauer fortlaufend beobachtet werden konnten, um feststellen zu können, ob sie sich in den ermittelten Werten konstant halten oder ob im Laufe der Zeit noch Änderungen eintreten würden.

Abweichungen von den einer Pflanze an sich zukommenden zygophasigen und gamophasigen Chromosomenwerten sind oft genug beobachtet worden. Ihrer Eigenart nach lassen sich verschiedene Gruppen von Beobachtungen unterscheiden:

1. Das Auftreten polyploider somatischer Kerne (vgl. STRASBURGER 1907; STOMPS 1910, 1916; WINKLER 1916; LESLEY 1925; TISCHLER 1922; DARLINGTON 1937 u. a.). Solche Befunde sind zum Vergleich mit unserem Gegenstand nur insofern von Wichtigkeit, als daraus ersichtlich ist, daß überhaupt im Soma eines Organismus das Auftreten anderer als der normalen zygophasigen Chromosomenzahlen möglich ist. Bedeutsamer ist

2. das Auftreten aneuploider somatischer Kerne (GUIGNARD 1884 und STRASBURGER 1908 bei *Liliaceen*; FRISENDAHL 1912 bei *Myricaria germanica*; GATES 1912 und STOMPS 1916 bei *Oenothera*; WINKLER 1916 bei *Solanaceen*; BLAKESLEE und BELLING 1924 bei *Datura*; HOLLINGSHEAD 1928 bei *Crepis*; MUENTZING 1935 und MUENTZING und RUNQUIST 1939 bei *Solanaceen*).

Das Auftreten heteroploider Kerne in der Meiose veranschaulicht eine

3. Gruppe von Befunden (STRASBURGER 1888 bei *Chlorophytum*; ROSENBERG 1909 bei *Drosera*; WINKLER 1916, M. M. LESLEY 1926, LESLEY und LESLEY 1930, JOERGENSEN 1928 bei *Solanaceen*; BELLING 1927 bei *Datura*; MUENTZING 1933 und 1935 bei *Nicotiana* und *Datura*; weitere Literatur bei TISCHLER 1921/22, S. 437).

Von Bedeutung ist die Feststellung, daß Triploide (so bei Tomate, *Datura*, *Nicotiana*, Kartoffel) vergleichsweise größere Unregelmäßigkeiten aufweisen als die entsprechenden Tetraploiden, verständlich aus dem Umstand, daß bei Triploiden die Syndese viel häufiger, als dies bei den Tetraploiden der Fall ist, mangels geeigneter Partner eines erheblichen Teils der Chromosomen nicht gelingen wird.

Betrachten wir an Hand dieser Befunde die bei unseren Burdonen vorgefundenen Verhältnisse, und zwar zunächst in der Zygophase. Daß dem gelegentlichen Auftreten polyploider Zellen im Vergleich mit unseren Pflanzen keine besondere Bedeutung zukommt, bedarf kaum der Erwähnung. Für uns bemerkenswerter sind die Abweichungen um einige Einheiten vom Normalwert und Befunde, bei denen man gar von einem größeren Schwankungsbereich sprechen könnte. Hierzu

kann festgestellt werden, daß es sich in fast allen Fällen um im Verhältnis nicht allzu häufig auftretende Abweichungen vom Normalwert um meist nur 1 oder 2 Chromosomen handelt, die zwanglos ihre Erklärung durch gelegentliche asymmetrische Mitosen finden (HANSEMANN 1893, STRASBURGER 1907, NAWASHIN 1930 bei *Crepis*; MOHR 1932 bei *Drosophila*; vgl. ferner DARLINGTON 1937 und SHARP-JARETZKY 1931 über non-disjunction). Lediglich bei WINKLERs Gigas-Tomate ist die Abweichung etwas größer, nämlich bis zu 6 Einheiten, was aber auch seine Erklärung in den bei der normalen Tomate schon vorkommenden Abweichungen bis zu 3 Einheiten und Verdoppelung des ganzen Satzes finden kann. Bemerkenswert ist bei beiden Tomatenformen, daß, wie WINKLER ausdrücklich hervorhebt, wohl häufiger Hyperploidie festgestellt werden konnte, aber nie Hypoploidie.

Bei selbst vorsichtiger Beurteilung der verhältnismäßig geringen Anzahl gezählter somatischer Mitosen bei den Burdonen muß doch auffallen, daß im Vergleich mit den aus der Literatur angeführten Beispielen die Burdonen ein Verhalten zeigen, das in diesem Ausmaß noch nirgends beobachtet werden konnte. Wenn schon wenige Chromosomenzählungen derart unterschiedliche Werte ergeben, ist das schon ein auffallendes Ergebnis. Insgesamt ist nach den hier angegebenen Zahlen (s. Tabelle 2) damit zu rechnen, daß etwa 50% aller Werte von dem für die Pflanze bestimmten Mittelwert abweichen, mit Gültigkeit jedenfalls für Typ II. Das Höchste, was aus der Literatur an Abweichungen gefunden wurde, war eine Abweichung vom Normalwert in einer Häufigkeit von etwa 16% (vgl. GATES 1912). Wir haben also in unseren Burdonen ein Beispiel für Pflanzen, die eine bemerkenswerte Variabilität in ihren somatischen Chromosomenwerten aufweisen. Weitere Schlußfolgerungen an diese Feststellung zu knüpfen, erscheint in Anbetracht des im Verhältnis noch zu wenig umfangreichen Beobachtungsmaterials verfrüht.

Daß ein derart beschaffener Organismus in der Gamophase eine entsprechende Variabilität der Chromosomenwerte aufweist, ist kaum verwunderlich. Bei normalen, natürlichen Arten sind derartige Befunde immerhin selten (vgl. aber TISCHLER 1921/22, S. 438 über *Hieracium aurantiacum*, das zur Vorsicht betreffs der Vorstellung über das Verhalten der Chromosomen in der Meiose bei reinen Arten gemahnt).

Sehr häufig ist die Erscheinung jedoch bei abnormalen Formen: Bastarden und Polyploiden. Wenn man in dieser Hinsicht das Verhalten etwa von ROSENBERGS *Drosera*-Bastard oder noch besser von LESLEYS triploider Tomate mit dem der Burdonen vergleicht, so findet man da eine erhebliche Ähnlichkeit sowohl hinsichtlich der Variationsbreite als auch hinsichtlich der prozentualen Verteilung der Werte (vgl. Tabelle 3 und 6, auch MUENTZING 1933).

Tabelle 6. *Gamophasige Chromosomenzahlen einer triploiden Tomate* (nach LESLEY 1926, S. 274; prozentuale Auswertung hinzugefügt).

	Chromosomenanzahl												
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Häufigkeit	1	1	6	4	10	23	22	13	4	7	0	2	1
Häufigkeit in Prozent . . .	1	1	6	4	11	25	23	14	4	7	—	2	1

In jedem Fall ist das beobachtete Ergebnis offenbar die Folge von in der Meiose aufgetretenen Schwierigkeiten bei der Verteilung der Chromosomen, die darauf beruhen, daß die Paarung von Homologen nicht überall gelingt. So paaren sich bei dem *Drosera*-Bastard die 10 *rotundifolia*-Chromosomen mit 10 homologen von *longifolia*, während die übrigen 10 *longifolia*-Chromosomen ohne Partner bleiben und in der Folge offenbar zufallsmäßig verteilt werden (vgl. TISCHLER 1915, S. 210). Entsprechendes gilt wohl auch für die triploide Tomate, indem 12 Gemini gebildet und die restlichen 12 Chromosomen verteilt werden. Ob dabei, wie es von LESLEY (1926) geschildert wird, zunächst Trisomen gebildet werden, die sich später zum Teil wieder lösen, oder ob von vornherein nur Disomen gebildet und die restlichen Monosomen dann verteilt würden, hat für das Ergebnis keine wesentliche Bedeutung.

Es darf daher wohl geschlossen werden, daß auch bei den Burdonen die beobachteten Schwankungen der gamophasigen Chromosomenwerte auf ähnlichen Vorgängen während der Meiose beruhen müssen, wie sie in den beiden vorgenannten Beispielen geschildert wurden. Daß es sich mit größter Wahrscheinlichkeit so verhält, darauf weisen die sowohl in der heterotypischen wie in der homöotypischen Teilung vorkommenden Nachzüglerchromosomen hin, die in einem bei keiner anderen Pflanze beobachteten Ausmaß auftreten (vgl. Tabelle 4 und 5 sowie LESLEY 1928 und LESLEY und LESLEY 1930).

Bemerkenswerterweise treten auch bei tetraploiden Organismen Schwankungen der Chromosomenwerte in der Gamophase auf (BELLING 1927; JOERGENSEN 1928; LESLEY und LESLEY 1930; MUENTZING 1933), obgleich man doch annehmen sollte, daß hier die Bildung der Gemini keine Schwierigkeiten bereiten kann. Immerhin haben die Unregelmäßigkeiten hier schwächeres Ausmaß.

Die Burdonen sind also in ihrem zytologischen Verhalten während der Meiose noch am ehesten mit LESLEYs triploiden Tomaten zu vergleichen, und zwar ähneln sie vergleichsweise mehr einer triploiden als einer tetraploiden Pflanze, was besonders hervorgehoben zu werden verdient hinsichtlich des höherchromosomigen Typs I, der mit seinen Chromosomenwerten an sich der tetraploiden Tomate sehr nahesteht. Für eine solche Parallele sprechen auch in der Meiose auftretende Trisomen. Wir werden an anderer Stelle noch darauf zurückkommen.

Daß auch Bastarde ein ähnliches Verhalten zeigen können, ist für das Verständnis der Natur der Burdonen ebenfalls von Bedeutung.

Einige Betrachtungen seien jetzt noch der Frage gewidmet, wieweit nach den vorliegenden Untersuchungsergebnissen die Bastardnatur der Burdonen als erwiesen gelten kann.

Zunächst wäre die Sterilität unserer Pflanzen hervorzuheben. Diese ist in der Tat praktisch als absolut anzusehen. Unsere Untersuchungen haben gezeigt, daß der Prozentsatz „guten" Pollens minimal ist, wobei noch sehr zu bezweifeln ist, ob selbst dieser geringe Bruchteil überhaupt keimfähig wäre. Ferner haben sich in der Makrosporenentwicklung so viele Störungen gezeigt, daß kaum mit der Bildung eines befruchtungsfähigen Eies gerechnet werden kann. Es handelt sich also durchaus um Sterilitätsursachen, die in den Sexualorganen begründet sind.

Lange Zeit ist Sterilität geradezu als Kriterium für die Bastardnatur eines Organismus gewertet worden (vgl. Juel 1900; Hoar 1916; Renner 1929), da viele Bastarde ja auch wirklich dieses Merkmal besitzen. Jedoch gibt es Beispiele genug, daß Sterilität auch oft bei nichthybriden Pflanzen auftritt (Juel 1900; Tischler 1908; Geerts 1909; Belling 1914); andererseits kennt man Bastarde, die gar eine größere Fertilität besitzen als ihre Elterarten (Geerts 1909; Renner 1929).

Nach Tischler (1908) ist die Sterilität als „relativer" Faktor zu werten, da seine Untersuchungen an verschiedenen Bastardpflanzen gezeigt haben, „daß die Taubheit der (Pollen-)Körner normal sowohl beim Bastard als auch bei einem Elter bis zu ziemlich hohem Prozentsatz vorhanden ist, der sich durch entsprechende Kulturveränderungen selbst bis zu absoluter Sterilität steigern läßt, welche sich bei *Potentilla tabernaemontana* zuweilen ebenso in der Natur findet, ja sogar die nur gesunde Körner führende *Pot. rubens* erhält durch künstliche Eingriffe eine Menge verkümmerte Körner". Hieraus wie auch aus weiteren Ergebnissen von Tischler ist zweierlei ersichtlich. Einmal, daß die Sterilität nicht unbedingt in der Bastardnatur eines Individuums begründet zu sein braucht, da die gleichen oder ähnliche Bedingungen, die zur Sterilität führen, auch in den Elterpflanzen vorhanden sein können. Andererseits finden wir die Tendenz zur Sterilität beim Bastard entschieden gesteigert. Jedoch ist auch hierüber von Fall zu Fall zu entscheiden, wie die wenn auch immerhin seltenen Beispiele von gegenüber den Elterarten gesteigerter Fertilität von Bastarden zeigen.

Nun sind in unserem Falle immerhin die Voraussetzungen noch wesentlich andere als in den von Tischler angeführten Fällen. Denn die Pollenfertilität ist sowohl bei der Tomate als beim Nachtschatten sehr groß. Zwar findet man auch tauben Pollen, aber doch nur in

begrenztem Umfang. Bei der Tomate wurden 7,5% tauber Pollen festgestellt, und auch beim Nachtschatten ist die Pollensterilität nicht größer. Wenn also die Burdonen als mutmaßliche Bastarde der beiden Arten eine 100%ige Pollensterilität aufweisen, so ist das doch ganz etwas anderes, als wenn in den Elterarten bereits erkennbare Tendenzen zur Sterilität lediglich eine Steigerung erführen.

Immerhin kann, wie man sieht, aus der Sterilität an sich oder dem Grade der Sterilität nicht unbedingt auf die Bastardnatur eines Individuums geschlossen werden. Außer bei Bastarden tritt Sterilität ja auch in mehr oder minder großem Umfang bei Chimären auf *(Solanum Gaertnerianum, S. Koelreuterianum, Cytisus Adami)*. Die Sterilität läßt also wohl in gewissem Umfang Schlüsse auf die Bastardnatur zu, ist aber allein kein zuverlässiges Kriterium.

Alle morphologischen Befunde, sowohl die von WINKLER (1938, S. 697) als auch die hier geschilderten, lassen bei den Burdonen eine mehr oder minder starke Abwandlung des Tomatenhabitus zum Nachtschattenhabitus erkennen. Von WINKLER wird hervorgehoben, daß die Blätter der Burdonen weniger reich gegliedert und kleiner sind als die zum Vergleich herangezogenen Blätter der tetraploiden Tomate. Ferner zeigen sie „eine mehr oder weniger stark ausgesprochene Neigung zu Sukkulenz und zu Spreitenwölbung".

Im einzelnen kann hervorgehoben werden, daß Typ II die entschieden größere Tomatenähnlichkeit aufweist. Alle von WINKLER beschriebenen Merkmale treffen auf ihn zu. Typ I hingegen zeigt eine sehr viel stärkere Abwandlung zum Nachtschattenhabitus. Das kommt vor allem in seiner Blattgestalt zum Ausdruck, die nur eine spärliche Gliederung und meist ganzrandige Fiederblättchen aufweist, während die Blätter von Typ II eine ausgeprägte Randzähnelung haben.

Wenn nun WINKLER aus den genannten Merkmalen schon auf eine Beteiligung von *nigrum*-Elementen im Genom der Burdonen vom Habitus des Typs II geschlossen hat, so läßt die weit einfachere Blattgestalt von Typ I den Schluß zu, daß bei seinem Genom wohl eine größere Beteiligung von *nigrum*-Chromosomen vorliegt als bei II.

Bezüglich der Blattgestalt von Typ I kann ein Vergleich mit einigen Tomatentypen von LESLEY (1928) wertvolle Hinweise ergeben. Seine einfach trisome Form Triplo-D zeigt eine ähnliche Blattverkrümmung wie unser Burdo I. Dieses wie einige andere vom Habitus der normalen Tomate abweichende Merkmale werden auf die Wirkung eines überzähligen D-Chromosoms zurückgeführt. Verblüffend wirkt geradezu ein Vergleich mit einer dreifach-trisomen Form (vgl. LESLEY 1928, Abb. 19), die im Habitus eine große Ähnlichkeit mit Burdo I aufweist. Diese Vergleiche sind insofern wertvoll, als sie uns vielleicht für diese oder jene Erscheinung bei den Burdonen den Weg zu einer Erklärung

weisen. So wäre es z. B. nicht undenkbar, daß die merkwürdige Blattgestalt des Burdo I, die eine so auffallende Ähnlichkeit mit der von LESLEYS trisomer Tomatenform aufweist, auch in unserem Fall mit dem Vorhandensein von trisomen Tomatenchromosomen in Zusammenhang stehen könnte, zumal ja tatsächlich im Verlauf der Meiose trivalente Konfigurationen nachweisbar sind.

Nun weisen die Burdonen noch morphologische Eigentümlichkeiten auf, die bei keiner der beiden Elterarten zu finden sind. Diese sind im Falle des Typs I die geringe Verzweigungstendenz und die geringe Fähigkeit zur Adventivwurzelbildung. Diese Eigenschaften weisen unzweifelhaft auf irgendwelche inneren Unstimmigkeiten hin, die ihre Erklärung nur in der Zusammensetzung des Genoms haben können. Auch die häufig beobachtete Abweichung vom monokormischen Wuchs und die eigenartige, von WINKLER beschriebene Scheindichotomie, Erscheinungen, die den Elterarten völlig fehlen, können kaum anders als durch genomatische Unstimmigkeiten gedeutet werden.

Eine zusammenfassende Betrachtung der morphologischen Merkmale im Hinblick auf die Natur der Burdonen führt demnach zu folgendem Ergebnis:

1. Typ II zeigt keine ausgesprochenen *nigrum*-Merkmale. Seine Gestaltung ist als eine Abschwächung des Tomatenhabitus zu deuten, die man sich als durch im Genom wirksame *nigrum*-Elemente erklären kann.

2. Typ I weist in seiner Blattgestalt und der fehlenden Blattrandzähnelung Merkmale auf, die entschieden auf eine starke Beteiligung von *nigrum*-Elementen in seinem Genom hinweisen.

3. Einige nur den Burdonen eigentümliche Merkmale (Scheindichotiome, Abweichung vom monokormischen Wuchs, geringe Verzweigungstendenz, geringe Befähigung zur Adventivwurzelbildung) sind aus den Charakteren der Elterarten nicht zu verstehen. Sie können ihre Erklärung nur in einer heterogenen Zusammensetzung des Genoms haben, die gewisse entwicklungsphysiologische Abnormitäten zur Folge hat.

Für die Bastardnatur der Burdonen, oder richtiger dagegen, daß es sich vielleicht um komplizierte Chimären aus Tomaten- und Nachtschattengewebe handeln könnte, spricht vor allem der Umstand, daß in der ganzen Zeit ihrer Existenz niemals Rückschläge zu einer der Elterarten erfolgt sind. Hingegen sind die Burdonen, abgesehen von der Entwicklung der beschriebenen 2 Typen, im wesentlichen morphologisch konstant geblieben.

Umgekehrt ist festzustellen, daß die Burdonen nicht etwa unmittelbar aus *Solanum lycopersicum* hervorgebracht, sie also nicht vielleicht

als abnormale Tomatenformen gelten können, da, wie aus ihrer Entstehungsgeschichte ersichtlich ist, es zu ihrer Bildung offenbar der Beteiligung des *Solanum nigrum* bedarf.

Der zuverlässigste Nachweis für die Bastardnatur der Burdonen müßte zytologisch zu erwarten sein. Die vorliegenden Untersuchungen haben darüber außer der Tatsache der von den Elterarten erheblich abweichenden Chromosomenzahlen keinerlei Anhalte erbracht, denn die in der Meiose beobachteten Störungserscheinungen müssen nicht notwendigerweise ihre Ursache in der verschiedenartigen Zusammensetzung des Genoms haben. Setzt man diese jedoch voraus, so sind verschiedene Deutungen über die Beschaffenheit des Chromosomensatzes der Burdonen möglich.

WINKLER hatte auf Grund seiner Untersuchungen bezüglich der Zusammensetzung des Genoms der Burdonen auf eine Beteiligung eines tetraploiden *lycopersicum*-Satzes und einiger, im Durchschnitt 4 *nigrum*-Chromosomen geschlossen, mithin 48 *lyc.* + 4 *nigr.* = 52.

Da nach den vorliegenden Untersuchungen dem 52chromosomigen Typ I die größere Angleichung an *Solanum nigrum* zukommt, während der 42chromosomige Typ II größere Tomatenähnlichkeit zeigt, könnte man sich die Zusammensetzung des Genoms wohl auch in anderer Weise vorstellen. Geht man z. B. von einem normalen diploiden *lycopersicum*-Satz aus, so ergäbe sich für Typ II 24 *lyc.* + 18 *nigr.* = 42 Chromosomen, für Typ I hingegen 24 *lyc.* + 28 *nigr.* = 52 Chromosomen. Damit wäre die Unterschiedlichkeit in der Nachtschattenähnlichkeit zum Ausdruck gebracht. Bei einer derartigen Zusammensetzung wäre es allerdings auffallend, daß im Falle des Typs II die Beteiligung von 18 *nigrum*-Chromosomen nicht mehr Nachtschatteneigenschaften hervorgebracht haben sollten, als es den Beobachtungen nach der Fall ist. In gleicher Weise müßten natürlich auch bei Typ I 28 *nigrum*-Chromosomen weit mehr Nachtschatteneigenschaften zum Vorschein gebracht haben.

Man könnte aber auch von einem triploiden *lycopersicum*-Satz ausgehen. Dann würde Typ II 36 *lyc.* + 6 *nigr.* = 42 Chromosomen, Typ I hingegen 36 *lyc.* + 16 *nigr.* = 52 Chromosomen aufweisen. Das scheint den vorliegenden Verhältnissen wenigstens rein zahlenmäßig besser zu entsprechen.

Es ist nun andererseits durch nichts erwiesen und lediglich eine Annahme, daß gerade ein genaues Vielfaches des haploiden *lycopersicum*-Satzes am Aufbau des Burdonenzellkerns beteiligt sein soll. Es wäre ebensogut denkbar, daß bei der Bildung der „Somatozygote", ebenso wie mit größter Wahrscheinlichkeit nur Bruchteile, eben einige wenige Chromosomen eines Nachtschattenkerns, auch nur Bruchteile von einem triploiden oder auch tetraploiden Tomatenzellkern beteiligt gewesen

sein könnten. Dann lassen sich natürlich genaue Vorstellungen über die anteilmäßige Zusammensetzung des Burdonenzellkerns nicht entwickeln. Sicher ist dann nur das eine, daß im Verhältnis zu einer überwiegenden Anzahl von Tomatenchromosomen bei Typ II wohl nur einige wenige, bei Typ I hingegen etliche, mutmaßlich etwa 10 Nachtschattenchromosomen mehr beteiligt sind.

Daß die Verhältnisse hier tatsächlich verwickelter sind, als sie das angenommene Schema veranschaulicht, ist aus den mannigfach verschiedengestalteten Chromosomenbildern in der Meiose ersichtlich. Das ziemlich häufige Auftreten von Trisomen sowohl in der Diakinese wie in der 1. Metaphase könnte jedoch Veranlassung geben zu glauben, daß mit der Vorstellung eines triploiden Tomatengrundgenoms etwas ungefähr Richtiges getroffen sei. Diese Anschauung würde sich zur Hauptsache auf 2 Befunde stützen, nämlich:

1. Das Auftreten von Trisomen in der Meiose.

2. Die auffällige Ähnlichkeit einiger morphologischer Merkmale, die die Burdonen, hier insbesondere Typ I, mit einfach und dreifach trisomen Tomatenformen aufweisen, deren Merkmale, zu denen hier die Parallele gezogen wird, durch überzählige Chromosomen, die ihre Gegenwart durch das Auftreten von Trisomen bekunden, erklärt werden.

Jedoch läßt sich auch manches dagegen anführen. Auch ist es wohl angebracht, bei dieser Betrachtung die beiden Typen getrennt zu behandeln. Beschränken wir uns zunächst auf den zytologisch besser bekannten Typ II.

Das Auftreten von Trisomen kann nämlich auch anders gedeutet werden, zumal nicht übersehen werden darf, daß ihre Häufigkeit erheblich hinter dem zurücksteht, das von einem triploiden Tomatengrundgenom erwartet werden müßte. M. M. Lesley findet gewöhnlich „12 trisomes at diakinesis, but at a later stage, in the first metaphase, one to several single chromosomes are sometimes seen".

In unserem Falle sind jedoch erheblich weniger Trisomen beobachtet worden, 5—9, meist 6—7 bei Typ II[1]. Diese könnten nun, zum Teil wenigstens auch so gebildet worden sein, daß je 2 homologe Tomatenchromosomen sich mit einem zur Syndese geeigneten Nachtschattenchromosom zum Trisom vereinigt hätten. Einige nicht als Partner passende *nigrum*-Chromosomen wären dann als Monosomen übriggeblieben — es wurden zumeist 1 oder 2 davon gefunden. Die restlichen Chromosomen müßten als Tomaten-Disomen aufgefaßt werden.

Einige Schwierigkeiten bereitet bei dieser Vorstellung vom Aufbau des Burdonengenoms das Auftreten von Tetrasomen, in der Regel

[1] Diese Anhalte konnten aus Diakinesestadien gewonnen werden, vgl. im übrigen S. 68 und S. 66 f.

1 oder 2, jedoch können sie auch fehlen[1]. Will man sie nicht als Kombination von je einem Tomaten- und einem Nachtschattendisom auffassen, was vielleicht möglich, aber doch wenig wahrscheinlich ist, so bleibt nur übrig, sie als Tomatentetrasomen anzusehen. Das wäre immerhin ein Schluß auf Tetraploidie innerhalb des Tomatenanteils des Genoms.

LESLEY und LESLEY (1930) stellen nun allerdings fest, daß in ihrer tetraploiden Tomate „most of the chromosomes are in tetravalent groups and in no case have 24 pairs been observed at first metaphase. No diakinesis or first metaphase has been seen with less than 7 tetravalents.....". Dagegen berichten WINKLER (1916) und JOERGENSEN (1928), daß ihre tetraploiden Tomaten sich sehr viel regelmäßiger verhalten hätten, indem WINKLER feststellt, daß seine Gigas-Tomate sich in der Meiose, abgesehen von einer Tendenz zur Verklebung der Chromosomengruppen, durchaus normal verhalten habe. JOERGENSEN findet in der Diakinese häufig 1 oder 2 Tetravalente. Und „Due to the tetrasome formation, a few of the chromosomes often lie close together in the metaphase plates, but 24 may as a rule be made out easily".

Das ist nun ein bemerkenswerter Unterschied, der vielleicht in der unterschiedlichen Sortenwahl seine Erklärung finden kann. LESLEYs Pflanzen waren von der Sorte „Dwarf Aristocrat", WINKLER verwandte für seine Versuche die Sorte „König Humbert" und JOERGENSEN führte seine Untersuchungen an der Sorte „Danish Export" und der Kreuzung „Suttons Best of All" × „Potato Leaf" durch. Setzt man also voraus, daß die Tendenz zur Bildung von Tetrasomen bei WINKLERs „König Humbert" höchstens das Ausmaß annimmt, wie es von JOERGENSEN an seinen Objekten beobachtet wurde, so kann man auf dieser Grundlage die Tetrasomen der Burdonen und die überwiegende Bildung von Disomen verstehen, wenn man annimmt, daß der Tomatenanteil des Burdonengenoms ein Bruchteil eines tetraploiden Kerns, nämlich etwa $^3/_4$ eines solchen beträgt. Es sei hier daran erinnert, daß WINKLER bereits vermutete, daß ein tetraploider Tomatenkern am Aufbau des Burdonenzellkerns beteiligt sei, allerdings nach seiner Vorstellung auf Grund seiner Chromosomenzählungen ein ganzer.

Man würde dann für den Burdonentyp II zu folgender Vorstellung gelangen. Von seinen 42 Chromosomen, die er im Durchschnitt aufweist, sind 36 Tomatenchromosomen und 6 Nachtschattenchromosomen (s. S. 88). Die 36 Tomatenchromosomen stellen ein Bruchstück eines tetraploiden Tomatenzellkerns dar. Daraus erklärt sich das gelegentliche Auftreten einiger Tetrasomen. Die Mehrzahl der Tomaten-

[1] Vgl. S. 89 Anm.

chromosomen bildet nur Disomen. Einige von diesen vermögen mit einigen der Nachtschattenchromosomen Trisomen zu bilden. Die zur Bildung von Trisomen nicht geeigneten Nachtschattenchromosomen treten als Monosomen auf.

An dieser Anschauung ist noch mancherlei unklar, so das Verhältnis der angenommenen *nigrum*-Beteiligung zur Anzahl der Trisomen und Monosomen. Es könnte jedoch ein Teil der Trisomen dennoch nur aus Tomatenchromosomen bestehen. Wenn wir nämlich davon ausgehen, daß bei der Bildung des Burdonenzellkerns von einem ursprünglich tetraploiden Tomatenzellkern ein Teil verlorengegangen sei, so brauchten ja nicht gerade genau tetravalente oder bivalente Gruppen abgetrennt worden zu sein. Es konnte von dieser oder jener tetravalenten Gruppe nur ein Chromosom eliminiert worden sein; schon hätten wir ein Tomatentrisom als Ergebnis.

Diese Betrachtungen veranschaulichen, wie viele Möglichkeiten in Rechnung gestellt werden müssen, um den Aufbau des Burdonengenoms zu verstehen.

Widmen wir zum Schluß noch dem Typ I eine kurze Betrachtung. Wir gehen dabei von der S. 88 entwickelten Vorstellung aus, daß sich sein Genom aus etwa 36 Tomatenchromosomen und 16 Nachtschattenchromosomen zusammensetzt. Damit hatten wir die im Verhältnis größere Nachtschattenähnlichkeit im Vergleich mit Typ II zum Ausdruck gebracht. Denken wir uns den Tomatenanteil wiederum als triploides Tomatengenom, so hätten wir natürlich wieder die gleichen Bedenken anzuführen wie oben. Fassen wir den Tomatenanteil jedoch als Bruchstück eines tetraploiden Kerns auf, so stünde nichts im Wege anzunehmen, daß der Tomatenanteil auch noch mehr als 36 Einheiten betragen könnte, so lange nur ein *nigrum*-Übergewicht im Vergleich zu Typ II gewahrt bleibt. In welcher Art ein Teil der Trisomen als Tomatentrisomen aufgefaßt werden kann, ist oben dargelegt worden. Diese Vorstellung kann man hier vielleicht einmal zur Deutung der beschriebenen morphologischen Parallelen zwischen Burdo I und den genannten trisomen Tomatenformen in Anspruch nehmen. Möglicherweise könnten sie jedoch auch auf der Wirkung von *nigrum*-Chromosomen beruhen, die in ihren Genen hemmend oder sonstwie störend auf bestimmte Entwicklungsfaktoren des Tomatengenoms einwirken.

Wir können uns also nach diesen Betrachtungen den Aufbau des Burdonengenoms einmal auf der Grundlage eines triploiden Tomatengenoms, zum anderen auf der eines tetraploiden Tomatengenoms denken. Für erstere Anschauung spricht außer einem günstigen Zahlenverhältnis zwischen *nigrum*- und *lycopersicum*-Chromosomen, das das Verhältnis der beiden Typen in ihrer Tomaten- bzw. Nachtschattenänlichkeit charakterisiert, der Umstand, daß man in diesem Fall mit der

Beteiligung eines ganzen Tomatenzellkerns rechnen könnte; es würden also noch ziemlich einfache Verhältnisse vorliegen. Dagegen spricht jedoch die zu geringe Anzahl von Trisomen und der Umstand, daß Anzeichen von Tetraploidie innerhalb des Tomatengenoms durch das Auftreten von Tetrasomen vorliegen.

Außer diesem letzteren Befund spricht für die Zugrundelegung eines tetraploiden Tomatenzellkerns die Möglichkeit, die Trisomen in diesem Fall als Kombinationen aus Tomatendisomen und einzelnen *nigrum*-Chromosomen aufzufassen, wodurch also eine Einordnung der *nigrum*-Chromosomen in das Genom möglich ist. Die besondere Schwierigkeit bei dieser Anschauung besteht darin, daß man den Tomatenanteil des Genoms als Bruchstück eines tetraploiden Tomatenzellkerns auffassen muß; man muß also recht komplizierte Verhältnisse voraussetzen.

Zur Entwicklung einer begründeten Hypothese über die Natur der Burdonen sind wir durch unsere Betrachtungen nicht gelangt, da die experimentellen Grundlagen dafür nicht ausreichend sind, aber wir haben zum wenigsten Deutungen gewonnen, die für künftige Untersuchungen eine brauchbare Arbeitsgrundlage abgeben können.

Zusammenfassung.

1. Die vorliegenden Untersuchungen weisen 2 Burdonentypen nach, die auf Grund ihrer morphologischen und zytologischen Merkmale eindeutig unterschieden werden können.

2. Der Ursprung der 2 beschriebenen Burdonentypen kann nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Jedoch lassen sich bei allem Vorbehalt bezüglich der Erklärung der Voraussetzungen zu den angenommenen Vorgängen hauptsächlich 2 Vorstellungen entwickeln:

a) Eine oder mehrere dem Chromosomenwert von Typ I entsprechende Zellen innerhalb eines Vegetationspunktes von Typ II haben unvermittelt Anlaß zur Bildung eines Vegetationspunktes vom Charakter des Typs I gegeben.

b) Die zuerst gewonnenen Burdonensprosse waren Periklinalchimären vom Typus einer Diektochimäre mit Typ II als Ektosoma und Typ I als Endosoma. In der Folge hat eine Trennung beider Typen stattgefunden in der Weise, wie etwa die Diektochimäre *Solanum proteus* sich in *S. lycopersicum* und *S. nigrum* aufspalten kann.

3. Die zytologischen Befunde ergeben, daß die Burdonen sich bezüglich des Ablaufes der Meiose ähnlich verhalten wie manche Bastarde und bestimmte heteroploide Formen. Ein Vergleich mit heteroploiden Tomatenformen führt zu dem Ergebnis, daß die Burdonen in ihrem Verhalten triploiden Tomaten ähnlicher sind als tetraploiden.

4. Auf Grund der zytologischen Befunde lassen sich zweierlei Vorstellungen über die Zusammensetzung des Genoms der Burdonen entwickeln:

a) Der Burdonenzellkern setzt sich zusammen aus einem triploiden Tomatenzellkern und im Falle von Typ II etwa 6, im Falle von Typ I etwa 16 Nachtschattenchromosomen. Für diese Auffassung spricht das Auftreten von Trisomen in der Meiose und eine morphologische Parallele zu bestimmten einfach und dreifach trisomen Tomatenformen, die zu der Folgerung Veranlassung gibt, daß die Übereinstimmung auf gleiche Ursachen zurückgeführt werden könnte.

b) Die zahlenmäßige Zusammensetzung ist die gleiche, der Tomatenanteil des Genoms wird jedoch als Bruchstück eines tetraploiden Kerns aufgefaßt. Auf diese Art lassen sich die Chromosomenkonfigurationen während der Meiose besser verstehen, insbesondere die Tetrasomen. Die Trisomen werden aufgefaßt als Kombinationen von Tomatendisomen mit einzelnen Nachtschattenchromosomen.

5. Die Bastardnatur der Burdonen ist aus ihren morphologischen Merkmalen mit großer Wahrscheinlichkeit zu entnehmen. Ein zytologisch eindeutiger Nachweis ist jedoch bisher nicht möglich gewesen. Doch muß auf eine heterogene Zusammensetzung des Burdonenzellkerns geschlossen werden, da sonst die beobachteten morphologischen Eigentümlichkeiten, insbesondere im Falle von Typ I schwer zu erklären wären.

6. Der Vergleich der Stecklingskulturen mit den Pfropfungspflanzen erweist, daß den Burdonen des Typs II durchaus die Fähigkeit zur Adventivwurzelbildung nicht abgeht und daß sie mit eigenem Wurzelsystem sehr gut, vergleichsweise sogar besser als die Pfropfungspflanzen gedeihen. Der Typ I hingegen verhält sich gemäß den Feststellungen, die sich aus den Untersuchungen von WINKLER ergeben.

Literatur.

BAUER, H.: Die FEULGENsche Nuklealreaktion in ihrer Anwendung auf zytologische Untersuchungen. Z. wiss. Biol., Abt. B. Z. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. **15** (1932). — BAUR, E.: Ref. Z. Abstamm.lehre **1** (1909). — BELLING, J.: The mode of inheritance of semisterility in the offspring of certain hybrid plants. Z. Abstamm.lehre **12** (1914). — The attachment of chromosomes at the reduction division in flowering plants. J. Genetics **18** 1927). — BLAKESLEE and BELLING: Chromosomal chimeras in the Jimson Weed. Science (N.Y.) **60** (1924). — BRAUN, A.: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg i. Br. 1850. — BUDER, J.: Studien an *Laburnum Adami*. I. Ber. dtsch. bot. Ges. **28** (1910). — Studien an *Laburnum Adami*. II. Z. Abstamm.lehre **5** (1911). — COOPER, D. C.: Macrosporogenesis and the development of the macrogametophyte of *Lycopersicum esculentum*. Amer. J. Bot. **18** (1931). — DARLINGTON, C. D.:

Recent Advances in Cytology. London 1937. — FRISENDAHL, A.: Zytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica Desv.* Kgl. sven. Vet. Akad. **48** (1912). — GAERTNER, F.: Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849. — GATES, R. R.: Somatic mitoses in *Oenothera.* Ann. Bot. **26** (1912). — GEERTS, J. M.: Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana.* Rec. Trav. bot. néerl. **5** (1909). — GUIGNARD, L.: Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Ann. Sci. nat. bot. sér. **6** (1884). — HABERLANDT, G.: Das Wesen der *Crataegomespili.* S.ber. preuß. Akad. Wiss., Berl., Physik.-math. Kl. **20** (1930). — HANSEMANN, D. v.: Studien über Spezifität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen. Berlin 1893. — HEITZ, E.: Die Nukleal$_2$-Quetschmethode. Ber. dtsch. bot. Ges. **53** (1935). — HOAR, C. S.: Sterility as the result of hybridisation. Bot. Gaz. **62** (1916). — HOLLINGSHEAD, L.: Chromosomal chimeras in *Crepis.* Univ. Calif. Publ. Agric. Sci. **2** (1928). — JUEL, H. O.: Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. II. Die Tetradenteilung bei einer hybriden Pflanze. Jb. Bot. **35** (1900). — JOERGENSEN, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum.* J. Genet. **19** (1928). — KRUEGER, M.: Vergleichend-entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Fruchtknoten und Früchten zweier *Solanum*-Chimären und ihrer Eltern. Planta (Berl.) **17** (1932). — LA COUR, L.: Improvements in everyday technique in plant cytology. J. roy. Microbiol. Soc. **51** (1931). — LANGE, E.: Über die Blattentwicklung der *Crataegomespili* von Bronvaux und ihrer Elternarten. Planta (Berl.) **20** (1933). — LESLEY, J. W.: A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. Genetics (Am.) **13** (1928). — LESLEY, M. M.: Chromosomal chimeras in the tomato. Amer. Naturalist **59** (1925). — Maturation in diploid and triploid tomatoes. Genetics (Am.) **11** (1926). — The relation between satellite size and nucleolus size in three races of *Solanum lycopersicum.* Genetics (Am.) **23** (1938). — LESLEY, M. M., and J. W.: The mode of origin and chromosome behaviour in pollen mother cells of a tetraploid seedling tomato. J. Genet. **22** (1930). — Heteromorphic A chromosomes of the tomato differing in satellite size. Genetics (Am.) **20** (1935). — MOHR: Genetical and cytological proof of somatic elimination of the fourth chromosome in *Drosophila melanogaster.* Genetics (Am.) **17** (1932). — MUENTZING, A.: Studies on meiosis in diploid and triploid *Solanum tuberosum.* Hereditas (Schwd.) **17** (1933). — Chromosome behaviour in some *Nicotiana* hybrids. Hereditas (Schwd.) **20** (1935). — MUENTZING, A., u. E. RUNQUIST: Note on some colchicine-induced polyploids. Hereditas (Schwd.) **25** (1939). — NAWASHIN, N.: Unbalanced somatic chromosome variation in *Crepis.* Univ. Calif. Publ. Agric. Sci. **6** (1930). — NEMEČ, B.: Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. S.ber. böhm. Ges. Wiss. Math.-naturw. Kl. **9**, Nr 27 u. 42 (1903); **10**, Nr 13 (1904). — RENNER, O.: Artbastarde bei Pflanzen. Im Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. 2. 1929. — ROSENBERG, O.: Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia.* Kgl. sven. Vet. Akad. **43**, Nr 11 (1909). — SHARP-JARETZKY: Einführung in die Zytologie. Berlin 1931. — STOMPS, TH. J.: Kerndeeling en synapsis bij *Spinacia oleracea.* Acad. Proefschrift. Amsterdam 1910. — Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren.* Biol. Zbl. **36** (1916). — STRASBURGER, E.: Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen. Jena 1884. — Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich nebst einem Anhang über Befruchtung. Histol. Beitr. 1888, H. 1. — Jb. Bot. **42** (1906). — Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jb. Bot. **44** (1907). — Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jb. Bot. **45** (1908). —

Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. dtsch. bot. Ges. **27** (1909). — Tischler, G.: Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. Zellforsch. **1** (1908). — Chromosomenzahl, -form und -individualität im Pflanzenreich. Progr. Rei Bot. **5** (1915). — Allgemeine Pflanzenkaryologie, 1. Aufl. Berlin 1921/22. — Weismann, A.: Das Keimplasma. Jena 1892. — Winkler, H.: Über die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Z. Bot. **2** (1909). — Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. dtsch. bot. Ges. **28** (1910). — Über experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. **8** (1916). — Über einen Burdonen von *Solanum lycopersicum* und *Solanum nigrum*. Planta (Berl.) **27** (1938).

Dr. Franz Brabec, (24a) Hamburg 36, Institut für Allgem. Botanik, Jungiusstraße 6.

Planta, Bd. 37, S. 96—102 (1949).

Aus dem Laboratorium für Polarisationsmikroskopie Bremen.

POLARISATIONSMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN AN PFLANZLICHEN SPERMATOZOIDEN*.

Von

HANS H. PFEIFFER.

(Eingegangen am 28. Oktober 1948.)

In der an verarbeiteten Ergebnissen so hervorragend reichen, infolge der Ungunst der Zeitverhältnisse in der 2. Auflage leider noch nicht zum Abschluß gekommenen „Allgemeinen Pflanzenkaryologie" wird vom Jubilar berichtet, wie W. J. SCHMIDT (1932 a) bemerkte, daß Gallerten des α-thymonukleinsauren Natriums stark negativ doppelbrechend nach der Zugrichtung sind und auf das Vorkommen stäbchenförmiger, optisch negativer, durch den Zug orientierter Leptonen schließen lassen, und wie SCHMIDT (1928, S. 213 ff; 1941) und sein Schüler PATTRI (1932) auch an genügend entquollenen tierischen Spermatozoen beträchtliche Doppelbrechung fanden. An jener Stelle (TISCHLER 1934, S. 57) wird noch bemerkt, daß „entsprechende Untersuchungen an pflanzlichen Spermien fehlen". Seitdem hat nun BECKER (1938) auch an Kernen der ausgereiften spermatogenen Fäden von *Chara* und an Spermatozoiden von *Equisetum* optische Anisotropie gefunden, welche auch mehrfach bestätigt wurde, und von PFEIFFER (1942, S. 337) wurden bei *Chara* ihr allmähliches Auftreten studiert, Messungen ihrer Intensität angestellt und das Objekt in mikrurgischen Dehnungsversuchen vermessen. Die Übertragung dieser Untersuchungen auf zahlreiche andere pflanzliche Spermatozoiden hat die weite Verbreitung des bei *Chara* gefundenen Verhaltens ergeben, und soweit die vorgenommenen polarisationsoptischen Messungen bereits zum Abschluß gebracht werden konnten, mag über die Befunde hier kurz berichtet werden. Mit mir werden alle heute tätigen Zytologen in den Wunsch einstimmen, daß uns auch der Abschluß der 2. Auflage der „Allgemeinen Pflanzenkaryologie" und des lange geplanten Ergänzungsbandes von dem als Menschen und Forscher gleich wertgeschätzten und verehrten Verfasser noch geschenkt werden möge. Wenn ihm dann einige der hier zu behandelnden Befunde der Beachtung wert dünken würden, so könnten sie vielleicht einen bescheidenen Beitrag zu dem Dank ergeben, welchen ich ihm für manchen förderlichen Rat schulde und hierdurch zugleich ausgedrückt haben möchte.

* Herrn Prof. Dr. GG. TISCHLER zum 70. Geburtstage gewidmet.

Vorbemerkungen zu Material und Technik.

Zur Untersuchung sind außer den Spermatozoiden von *Chara aspera* und *delicatula* auch solche von *Dryopteris filix mas*, *Equisetum pratense*, *Isoëtes setacea* *Lycopodium clavatum*, *Marsilia quadrifolia*, *Ophioglossum vulgatum* und *Selaginella stolonifera* herangezogen worden.

Zum *Messen* der optischen Anisotropie ist wie bei früheren Untersuchungen wegen ihrer besonders hohen Empfindlichkeit die Methode von D. Brace und A. Köhler mit einem $\lambda/30$-Glimmerplättchen und mit Halbschattenvorrichtung nach Macé de Lépinay vorgezogen worden, zu welcher Schmidt (1934, S. 535 ff.) und Pfeiffer (Das Polarisationsmikroskop als Meßinstrument in Biologie und Medizin, Braunschweig: Friedr. Vieweg & Sohn, S. 55 f.) ausführliche Arbeitsvorschriften mitgeteilt haben. Die zu größerer Bequemlichkeit der Messungen benutzte Eichkurve wird dazu für das Ablesen auch höherer Gangunterschiede (Γ) entsprechend erweitert. Bei weniger genauen Messungen hat sich auch der Kompensator nach M. Berek ausgezeichnet bewährt. Als Lichtquelle zur Anwendung von Strahlen verschiedener Wellenlänge ist die *Cd-Spektrallampe* der Osram-KG. unter Gebrauch zuvor erprobter Filterkombinationen (Pfeiffer 1948b) benutzt worden; dadurch sind Messungen bei Wellenlängen (λ) von 6438,5, 5085,8 und 4678,2 bzw. 4799,9 Å möglich.

Beobachtungs- und Messungsbefunde.

1. Über die Unterschiede in der *Form* der Spermatozoidenkerne von im Querschnitt rundlichen (*Isoëtes*) bis bandförmigen Körpern (*Equisetum*) oder die Zuspitzung des Kernes am hinteren Ende (*Isoëtes*) oder verjüngte (*Dryopteris*) oder zungenförmige Abrundung (*Equisetum*) am vorderen wird bereits von Tischler (1934, S. 22 ff.) — vgl. auch Just (1939, S. 151 ff.) — ebenso wie über die *bisherigen* Untersuchungen an den benutzten Objekten in Arbeiten von W. Lindenbein, E. Walther, G. Chalaud, A. Mühldorf, Frl. M. Dracinschi, J. Motte, A. Yuasa u. a. berichtet (Tischler s. dort).

Die *Lebenduntersuchung* der *ausgereiften* Spermatozoiden ergibt zwischen gekreuzten Nicols durch Aufleuchten und Auslöschen der sich bewegenden Objekte überraschende optische Erscheinungen, welche durch Einschalten einer Gipsplatte Rot I noch besonders farbenprächtig werden. Nur wenig verstärkt wird die Doppelbrechung durch Fixieren mit Alkohol absolutus oder Glyzerin, während andere Fixiermethoden zwar formerhaltend auf das Chromatin der Kerne wirken, aber seine Doppelbrechung sogar noch herabsetzen oder aufheben. Ebenso wirkt auch das Zusetzen von Essigsäure oder verdünnter Salpetersäure störend auf die Doppelbrechung des Chromatins. In diesen Fällen läßt sich oft unter dem Mikroskop die fortschreitende Verquellung und die wohl als Desorientierung der Leptonen zu deutende Herabsetzung oder Aufhebung der Doppelbrechung gut verfolgen.

2. Übereinstimmend bei den Spermatozoiden aller untersuchten Objekte und mit den früher benutzten von *Chara* tritt das *Chromatin* an den Mutterzellen polarisationsoptisch noch nicht hervor. Auch

wenn sich die beginnende Spermatogenese durch asymmetrische Verlagerung des Kernes anzukündigen beginnt, bleibt das Chromatin des Kernes anfangs noch isotrop, und erst während der Umformung des Kernes und sukzessiv mit deren Fortschreiten bis zur Ausbildung der ausgereiften Spermatozoiden tritt *allmählich zunehmende Doppelbrechung* auf (Tabelle 1, Spalte 2—4). Sie beginnt wohl allgemein zugleich mit der einsetzenden Kontraktion des Kernes (als Folge von Entquellung?) und erreicht trotz stark abnehmender Dicke des Chromatinmaterials bei der Streckung der Kerne recht beträchtliche Γ-Werte, sobald das Chromatin sich zu verdichten und homogenisieren beginnt und die spezifisch festliegenden Formen und Schraubelungen der reifen Spermatozoiden auftreten.

Nach ihrem Charakter erweist sich die Doppelbrechung des Chromatinanteiles als negativ zur Längserstreckung des Kernes. Unter Berücksichtigung der bei den Objekten durchgängig nur flachen Schraubelungswindungen liegt die Auslöschungsrichtung parallel zu diesen. Wie beim Chromatin tierischer Spermatozoen liegt also *negativ einachsige Doppelbrechung* vor. Wenn daher der chromatische Teil der Spermatozoiden bei diagonaler Lage unter gekreuzten Nicols aufleuchtet, tritt bei der Drehbewegung keine völlige Auslöschung ein. Vielmehr kann der hintere Abschnitt des Chromatins oder ein bestimmter seitlicher noch schwach aufleuchten, wenn der vordere dunkel erscheint, und umgekehrt (s. oben).

Bei Vergleich der Γ-Werte, welche bei Messungen mit *Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge* (λ) erhalten werden, bestätigt sich für jedes übereinstimmende Entwicklungsstadium der Objekte die Erwartung, daß die Gangunterschiede mit abnehmender Wellenlänge der Strahlung anwachsen (Tabelle 1, Spalte 2—4). Wenn wir unter der *Dispersion* den Quotienten aus der Doppelbrechung (den Gangunterschieden) bei geringer und jener bei hoher Wellenlänge verstehen, so haben wir nach allen vorliegenden Erfahrungen bei Körpern im festen Aggregatzustande geringere Werte als für Flüssigkeiten zu erwarten. Der Vergleich dieser Werte aus aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien pflanzlicher Spermatozoiden ergibt eine anfangs schnelle, dann allmählich verlangsamte Abnahme (Tabelle 1, Spalte 5). Vermutlich sind also die zur Ausbildung der reifen Spermatozoiden führenden Vorgänge als eine sukzessive Entquellung und Verfestigung des Chromatinmaterials zu deuten. Aus Gründen der Vollständigkeit sind auch noch für die einzelnen Entwicklungsstadien die in dieser Folge anfangs schnell, hernach langsamer ansteigenden Werte der *mittleren Dispersion* als der Differenz der Doppelbrechung (bzw. der Gangunterschiede) bei hoher und bei geringer Wellenlänge (Spalte 6) und die gleichfalls

Tabelle 1. *Polarisationsoptische Messungen am Beispiel der Spermatozoiden von Dryopteris filix mas.*

Entwicklungsstadium	Gangunterschiede (Γ) gemessen bei Wellenlänge (λ) von			Dispersion der Doppelbrechung [1]	Mittlere Dispersion [2]	ABBEsche Zahl [3]
	λ {4678,2 Å / 4799,9 Å	λ 5085,8 Å	λ 6438,5 Å			
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
Mutterzellkerne	0	0	0	—	—	—
Kern vor der Kontraktion	2,6	2,4	2,2	1,181	0,4	3,5
Beginnende Homogenisierung	6,5	6,0	5,7	1,140	0,8	6,2[5]
Fortschreitende Kontraktion	11,6	11,0	10,5	1,086	1,1	9,0[9]
Mittlere Streckung . . .	17,2	16,6	16,0	1,075	1,2	13,0
Stärkere Streckung . . .	27,1	26,3	25,7	1,054	1,4	18,0[7]
Reifestadium	30,4	29,7	28,9	1,052	1,5	19,1[3]

[1] $\Delta n_{4799}/\Delta n_{6438}$. [2] $\Delta n_{4799} - \Delta n_{6438}$. [3] $\nu_{5085} = \dfrac{\Delta n_{5085} - 1}{\Delta n_{4799} - \Delta n_{6438}}$.

in ähnlicher Weise anwachsenden Werte der ABBEschen Zahl $\nu_{5085,8}$ tabuliert worden.

3. Bei allen untersuchten Objekten haben wir als Chromatin nur einen bestimmten, auch färberisch (nach FEULGEN 1926, DISCHE 1931, GEITLER 1942) so darzustellenden mittleren Abschnitt zwischen dem vorderen und hinteren Teil der Schraubengänge und den Cilien anzusehen; alle jene andern Teile (YUASAS „*borderbrim*") sind als *zytoplasmatische Anteile* der Spermatozoiden zu betrachten. Daß diese Deutung richtig ist, wird auch durch die polarisationsoptische Prüfung bewiesen. Es hat lange gedauert und ist auch noch nicht in allen Fällen geglückt, auch am hinteren so wie schon am vorderen Ende der Objekte die als Zytoplasma gedeuteten Anteile im frischen Zustande als *positiv doppelbrechend* zu erkennen. Aber für den zytoplasmatischen Vorderabschnitt der Spermatozoiden sind Gangunterschiede ziemlich regelmäßig in der Größenordnung von + 1 bis + 3,5 mμ immer wieder gemessen worden, ohne daß allerdings ihre Werte vom Entwicklungsgrade der Objekte abhängig gefunden worden sind. Läßt man vom Rande des Deckglases her vorsichtig eine Spur KOH zufließen, so ruft die dadurch bewirkte Quellung nicht wie bei tierischen Spermatozoen (SCHMIDT 1941) auch an den Vorderabschnitten der zytoplasmatischen Anteile positive Doppelbrechung hervor, sondern man beobachtet einen Rückgang und oft sogar das Aufhören der negativen Doppelbrechung des Chromatinabschnittes ebenso wie der geringen positiven des zytoplasmatischen Hinterendes. Zum Unterschied vom

Verhalten tierischer Spermatozoen ist bei den untersuchten pflanzlichen Objekten bis soweit bei Zufügen von Alkohol absolutus auch nicht die Umstimmung des Charakters der Doppelbrechung zytoplasmatischer Bestandteile gelungen.

Die weitere Suche danach hat in den zytoplasmatischen Anteilen mancher Spermatozoiden (so mehrfach bei *Dryopteris*, *Equisetum*, *Marsilia*) in Bestätigung der Angaben von A. MÜHLDORF durch Jodreagenzien ebenso wie polarisationsoptisch am Aufleuchten oder seltener am Auslöschungskreuz nachweisbare *Stärkekörner* erkennen lassen, nach denen früher von PFEIFFER (1942) bei *Chara* vergebens gesucht worden war. Nach den besonderen Umständen der Funde ist die damals angenommene Vermutung, das Fehlen der Stärkekörner könne auf ihrem Verbrauch durch die Spermatozoiden beruhen, als recht wahrscheinlich anzusehen. Daher kann auch nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß nicht noch andere Objekte gelegentlich die gleiche Eigentümlichkeit zeigen können.

Diskussion der Ergebnisse.

Die Befunde bestätigen die verbreitete Annahme (SCHMIDT 1928, 1932 b, S. 463 und 613; 1934, S. 648; 1937, S. 99 ff; 1941; GEITLER, 1938, S. 134 ff.; FREY-WYSSLING 1938, S. 172 ff.; DUSPIVA 1940, S. 61 ff.), daß die Leptonen des Chromatins auch bei pflanzlichen Spermatozoiden polarisationsoptisch *negativ einachsige Micelle* darstellen. Da experimentell nachgewiesen worden ist, daß die Doppelbrechung des Chromatins, ausgedrückt in Werten der Γ-Unterschiede, direkt abhängig vom Quellungszustand und vom Orientierungsgrad der Leptonen (vielleicht auch noch von der Dichte ihrer Packung) ist (PFEIFFER 1940, S. 342), so müssen wir das erst späte Auftreten und die allmähliche Verstärkung der Doppelbrechung des Chromatins als eine zunehmende *Verbesserung der Orientierung* seiner Leptonen deuten, welche ihr Optimum an den maximal gestreckten Formen der entschlüpfenden Spermatozoiden erreicht. Danach sind die Vorgänge bis dahin als Entquellung des Karyoplasmas der spermatogenen Kerne und Transformation des Chromatins in die maximal orientierte und höchst-kondensierte, d. i. für die *Funktion der Besamung* bestgeeignete Erscheinungsart aufzufassen. Dafür sprechen auch die Folgerungen aus den Veränderungen der „Dispersion", deren Werte aus den Γ-Unterschieden ermittelt worden sind. Wie die von WOLF untersuchten Spermatidenkerne der Diptere *Dicranomyera* dürfen wir offenbar auch die Chromatinabschnitte der pflanzlichen Spermatozoiden nicht als Ruhekern betrachten, sondern müssen darin einen eigentümlichen *Vorbereitungszustand zur Teilung* erblicken. Daraus erklärt sich zu-

gleich der polarisationsoptisch nachweisbare hohe Orientierungsgrad im leptonischen Aufbau mindestens der Nukleinsäurekomponente und folgt auch eine Vergleichbarkeit der Chromatinabschnitte im leptonischen Bauplan mit jenem der Chromosomen (PFEIFFER 1942, S. 343).

Wie bei anderen polarisationsoptischen Messungen an biologischen Objekten hat sich erneut die staunenswerte *Hochempfindlichkeit* derartiger Messungen an geeigneten Biogelen erwiesen. Doch muß es bereits in Angriff genommenen Spezialuntersuchungen dazu überlassen bleiben, die Empfindlichkeit der Messungsmethode und -vorrichtungen und die erreichbare Grenze der Meßunsicherheit exakt zu erfassen (vgl. PFEIFFER 1948 a).

Zusammenfassung.

1. Die schon früher nach TISCHLERS „Allgemeiner Pflanzenkaryologie", 2. Auflage, trotz der reichlich vorliegenden Literatur als ungenügend bekannt herausgestellten polarisationsmikroskopischen Verhältnisse gerade der pflanzlichen Spermatozoiden sind in Ergänzung zu eigenen Untersuchungen an *Chara* nun auch auf Arten von *Dryopteris*, *Equisetum*, *Isoëtes*, *Lycopodium*, *Marsilia*, *Ophioglossum* und *Selaginella* ausgedehnt worden. Die polarisationsoptische Vermessung erfolgte nach der Methode D. BRACE-A. KÖHLER mittels $\lambda/30$-Glimmerplättchens und des Halbschattenkeiles nach MACÉ DE LÉPINAY. Zur Beleuchtung mit definierten Wellenlängen ist eine Osram-Cd-Spektrallampe nebst andernorts beschriebenen Filterkombinationen benutzt worden.

2. Die Lebenduntersuchung der Spermatozoiden ergibt infolge Bewegung der Objekte mit Gipsplatte Rot I. Ordnung zwischen gekreuzten Nicols äußerst wechselvolle, farbenprächtige Bilder. Durch Alkohol absolutus oder Glyzerin wird die Doppelbrechung nur wenig verstärkt, durch andere Fixiermittel und verdünnte Säuren geschwächt oder aufgehoben.

3. Die Doppelbrechung des *Chromatins* pflanzlicher Spermatozoiden entsteht erst während ihrer schrittweisen Entwicklung; die Gangunterschiede Γ wachsen dabei bis zu beträchtlichen Werten ($\sim$ 30 mμ) an und nehmen mit abnehmender Wellenlänge des benutzten Lichtes zu. Aus Ermittlungen der sich dabei ergebenden Dispersion der Doppelbrechung lassen sich zufolge vorliegenden Erfahrungen die Vorgänge bis zur Reife der Objekte kolloidphysikalisch als zunehmende Entquellung verstehen. Nach dem Charakter handelt es sich wie beim Chromatin tierischer Spermatozoen um negativ einachsige Doppelbrechung.

4. Der *zytoplasmatische Anteil* der Spermatozoiden weist eine sehr viel schwächere Doppelbrechung von positivem Charakter auf, welche

wohl auf Proteine zurückzuführen ist. In Spuren zutretende KOH setzt diese positive wie die negative Doppelbrechung des Chromatins herab. Im zytoplasmatischen Abschnitt können färberisch durch Jodreagentien, polarisationsoptisch am Aufhellen oder am Auslöschungskreuz nachweisbare Stärkekörner vorkommen, wenn diese nicht beim Heranreifen der Spermatozoiden verbraucht worden sind.

5. Die *Vorgänge bei der Entstehung* der Spermatozoiden werden als Entquellung der spermatogenen Kerne und Transformation des Chromatins bei der Kernstreckung in die für die Funktion bestgeeignete, maximal orientierte und höchstkondensierte Erscheinungsform verstanden, welche als ein spezifischer Vorbereitungszustand zur Teilung zu gelten hat (daher Ähnlichkeit im leptonischen Bauplan mit Chromosomen).

Die Messungsergebnisse beweisen für die Methode erneut ihre hohe Empfindlichkeit; doch sollen exakte Bestimmungen der Grenze der Meßunsicherheit später mitgeteilt werden.

Literatur.

Becker, W. A.: Protoplasma (D.) **29**, 255 (1938). — Dische, Z.: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Bd. 2, S. 1829 (1931). — Duspiva, Fr.: In F. F. Nord und R. Weidenhagens Handbuch der Enzymologie, Bd. 1, S. 11. Leipzig 1940. — Feulgen, R.: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Bd. 2/2, S. 1055 (1926). — Frey-Wyssling, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin 1938. — Geitler, L.: Chromosomenbau. Berlin 1938. — Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchung, 2. Aufl. Berlin 1942. — Just, E. E.: The biology of the cell surface. Philadelphia: P. Blakiston's Son & Co. 1939. — Pattri, H. O. E.: Z. Zellforsch. usw. **16**, 723 (1932). — Pfeiffer, H. H.: Chromosoma **2**, 334 (1942). — Z. Naturforsch. **3b**, 11 (1948a). — Z. Mikrosk. **60** (1948b). — Schmidt, W. J.: Zool. Jb., Allg. Zool. **45**, 177 (1928). — Naturw. **20**, 658 (1932a). — Arch. Protistenk. **77**, 463; **78**, 613 (1932b). — Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Bd. 10, S. 435 (1934). — Die Doppelbrechung von Karyoplasma, Zytoplasma und Metaplasma. Berlin 1937. — Chromosoma **2**, 86 (1941). — Tischler, Gg.: Allgemeine Pflanzenkaryologie, 2. Aufl., Bd. 1. Berlin 1934. — Wolf, E.: Chromosoma **1**, 336 (1939).

Dr. H. Pfeiffer, (23) Bremen, Wilhelmstr. 7.

Planta, Bd. 37, S. 103—148 (1949).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Würzburg.

DIE MYCORRHIZA DER LEBERMOOSE MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER THALLOSEN FORMEN.

Von

MARIANNE STAHL.

Mit 27 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. Oktober 1948.)

Einleitung.

Jedem, der sich eingehender mit den Lebermoosen beschäftigt, muß die oft sehr starke und regelmäßige Verpilzung sowohl der Rhizoide als auch des Thallusgewebes bzw. des Stämmchens bei den foliosen Formen auffallen. Die frühesten Beobachtungen über diese, nur im weitesten Sinne als „Mycorrhiza" zu bezeichnende Erscheinung liegen daher weit zurück und gehören zu den ersten, die die Epoche der Mycorrhizaforschung einleiteten. Den ersten Beschreibungen durch GOTTSCHE (1843), der die Pilzhyphen bei *Preissia commutata* zunächst für wasserleitende Elemente des Mooses hielt, sind weitere Untersuchungen bei thallosen und foliosen Formen in großer Zahl gefolgt. Ihre Aufzählung im einzelnen erübrigt sich hier, da sie in den zusammenfassenden Berichten von RAYNER (1927), NICOLAS (1932) und neuerdings von MÜLLER ausführlich und vollständig referiert sind (s. Literatur).

Aus der Fülle der bisherigen Untersuchungen ergibt sich zunächst noch kein klares Bild. Die entwicklungsgeschichtlich-zytologischen Darstellungen weichen, sogar für dieselben Objekte, oft stark voneinander ab. Noch unterschiedlicher sind die Ergebnisse, was die Isolierung der Pilze oder gar die Deutung dieses engen Zusammenlebens zwischen Moospflanze und Pilz anbelangt. Der Grund hierfür mag hauptsächlich darin zu suchen sein, daß die saubere Isolierung aus den meist sehr zarten, oft nur wenige Zellschichten dicken Thallusteilen (in die nicht selten auch fremde Infektionspilze eindringen, die keineswegs eine typische Mycorrhiza hervorrufen), nicht ganz einfach ist. Bei einer großen Anzahl, nämlich den phycomycetoid verpilzten Arten kommt weiterhin erschwerend hinzu, daß sich der Pilz auf den normalerweise verwendeten Nährböden nicht züchten läßt. Er wurde daher häufig übersehen und fremde Infektionen, die aus den nicht genügend gereinigten Thalli rasch auswuchsen, für den wahren Endophyten gehalten.

Es ergab sich somit als Aufgabe der vorliegenden Arbeit, unter Bezugnahme auf die bisherigen Ergebnisse, eine möglichst große Anzahl von Lebermoosen vergleichend-zytologisch auf ihre Mycorrhiza zu untersuchen und die einheitlichen Gruppen, die, wie sich bald zeigte, meist mit der systematischen Gliederung zusammenfallen, herauszustellen; Isolierungs- und Syntheseversuche konnten wegen der Fülle des Materials nicht auf alle Gruppen in gleicher Ausführlichkeit ausgedehnt werden. Eingehendere Untersuchungen mußten sich auf die thallosen Moose beschränken. Besonders die Phycomycetenmycorrhiza, die bisher bei allen Pflanzen, bei denen sie vorkommt, der Isolierung widerstanden hat, sollte mit allen uns heute zur Verfügung stehenden Mitteln und unter Zuhilfenahme der neuesten Erkenntnisse in der Wuchsstofffrage in Angriff genommen werden.

Es sollte ferner die durch die Funde chlorophyllfreier, stark verpilzter Pflanzen besonders interessante Gattung *Aneura* untersucht und eine Isolierung und Identifizierung der Pilze sowie womöglich eine Synthese unter aseptischen Bedingungen erzielt werden.

Vier große Hauptgruppen der Verpilzung lassen sich bei den Lebermoosen unterscheiden: 1. die thamniscophage Mycorrhiza, 2. die thamnisco-physalidophage Mycorrhiza, 3. die tolypophage Mycorrhiza, 4. die haplohaustoriale Mycorrhiza.

1. Die thamniscophage Mycorrhiza.

a) Vorkommen der Mycorrhiza.

Eine der Hauptformen der durch Phycomyceten hervorgerufenen Mycorrhizatypen ist die von BURGEFF (1938) als *„thamniscophag"* bezeichnete, die sich bekanntlich durch charakteristisch geformte querwandlose Hyphen, durch Bildung blasiger, meist endständiger Anschwellungen, *der Vesikel*, und durch bäumchenartige Stadien, *die Arbuskel*, die durch Verdauung in *Sporangiolen* übergehen, auszeichnet. Sowohl bei Phanerogamen wie bei Kryptogamen ist sie weit verbreitet und seit langem ein Gegenstand vielfacher Erörterungen und Vergleiche.

Auch bei den Lebermoosen ist sie häufig, und zwar beschränkt sie sich hier fast ausschließlich auf die thallosen Formen wie *Marchantiales* und *Anthocerotales*, bei denen niemals ein anderer Typus angetroffen wird. Übergangsformen zwischen thallosen und foliosen Moosen, wie sie die anacrogynen Jungermanniaceen darstellen, weisen zum Teil noch diesen Typus auf; niemals fand ich ihn jedoch bei den acrogynen Jungermanniaceen.

Eine Übersicht über die bisher untersuchten thallosen Formen einschließlich der Übergänge zu den beblätterten Moosen gibt Tabelle 1. Die Untersuchungen früherer Autoren (hauptsächlich GOLENKIN, 1902),

soweit sie aus Beschreibungen oder Zeichnungen Schlüsse auf die Art der Verpilzung zulassen, sind mit eingeschlossen. Es zeigt sich, daß die thamniscophage Mycorrhiza weitgehend vorherrscht; nur wenige Fälle anderer, meist jedoch ebenfalls phycomycetoider Typen sind bei den anacrogynen Übergangsformen eingestreut.

Verschiedene Gattungen wie z. B. *Riccia*, *Ricciocarpus*, *Tesselina*, *Corsinia*, *Clevea*, *Sauteria*, *Peltolepis* wurden bisher immer unverpilzt angetroffen, doch können auch Arten der gleichen Gattung ein verschiedenes Verhalten zeigen. So sind unsere einheimischen *Marchantia*-Arten *Marchantia aquatica* und *Marchantia alpestris* immer frei von Verpilzung[1], während alle übrigen Vertreter dieser Gattung wie *Marchantia paleacea* und besonders die *Tropenarten* durchweg eine sehr intensive Mycorrhiza aufweisen. Daß hier nicht allein Standortsfaktoren ausschlaggebend sein können, beweist die Tatsache, daß man gerade diese beiden Marchantien häufig in Begleitung anderer, reich infizierter Arten, z. B. zwischen *Fegatella*-Rasen wachsend, findet. Auch in Kulturen auf Böden, auf denen vorher stark infizierte Marchantien gewachsen waren und auf denen andere Arten die Pilze sehr rasch annehmen, blieben sie pilzfrei. Eigentümlich ist das Verhalten von *Reboulia hemisphaerica*, die sehr polymorph über die ganze Erde verbreitet ist. Während die bei uns im Gebirge nicht seltene Form bisher immer unverpilzt angetroffen wurde, fand ich die Tropenform mit reicher Mycorrhiza, die auch bei uns in Gewächshauskulturen beibehalten wurde. Kultiviert man unsere einheimische *Reboulia* auf derselben Erde, auf der vorher schon die verpilzte Pflanze gewachsen ist, so nimmt sie die Mycorrhiza nicht an.

Die als mycorrhizaführend angegebenen Pflanzen zeigen eine mehr oder weniger starke Abhängigkeit von Standortsbedingungen. Sehr labile Arten sind in dieser Hinsicht z. B. *Fegatella conica*, *Lunularia cruciata* und andere, die auch in Kultur leicht die Verpilzung verlieren. Andere wie *Preissia commutata*, *Marchantia paleacea* und die tropischen *Marchantia*-Arten werden fast regelmäßig mit intensiver Mycorrhiza angetroffen, doch können auch diese unter bestimmten Kulturbedingungen mycorrhizafrei sein.

Die Tatsache, daß eine Mycorrhiza am selben Standort im Gewächshaus im Winter schwerer zu erzielen ist als im Sommer, bzw. daß auch im Sommer im feucht und schattig gehaltenen „Mooshaus" die Verpilzung wesentlich schwächer ist oder ganz fehlt, während sie zur selben Zeit im normalen Gewächshaus auf den gleichen Substraten

[1] Nemec (1904) sowie Peklo (1903) beschreiben in den Rhizoiden von *M. polymorpha* Pilzhyphen, die jedoch nicht in den Thallus eindrangen, also keine typische Mycorrhiza hervorrufen und sicher als parasitische Eindringlinge anzusehen sind.

Tabelle 1. Übersicht über die Verbreitung der Mycorrhiza bei den thallosen Lebermoosen einschließlich der anacrogynen Jungermanniaceen.

Thamniscophag verpilzt	Ohne Mycorrhiza	Andere Verpilzungstypen
	Riccia Bischoffii	
	Riccia ciliata	
	Riccia glauca	
	Riccia fluitans bzw. *fluitans terrestris*	
	Ricciocarpus natans	
	Tesselina (Oxymitra) pyramidata	
Targionia hypophylla		
Cyathodium foetidissimum (Java)	*Corsinia marchantioides*	
	Clevea Rousseliana	
	Sauteria alpina	
Plagiochasma spec. (Brasilien)	*Peltolepis grandis*	
Plagiochasma elongatum	*Plagiochasma rupestre*	
	Plagiochasma Aitonia, Pl. italicum	
Reboulia hemisphaerica	*Reboulia hemisphaerica* (Steinernes Meer)	
Fimbriaria Stahlii?	*Grimaldia dichotoma*	
	Fimbriaria Lindenbergiana	
Fegatella conica	*Fimbriaria Blumeana*	
Lunularia cruciata		
Dumortiera velutina	*Exormotheca Holstii*	
Dumortiera irrigua		
Wiesnerella denudata	*Dumortiera spec.*	
Preissia commutata		
	Marchantia alpestris	
Marchantia paleacea	*Marchantia aquatica*	
Tropische *Marchantia*-Arten:		
M. geminata		—
M. multiradia	*Sphaerocarpus spec.*	*Aneura pinguis* }
M. thermarum		*Aneura multifida* } tolypophag
M. grisea		*Aneura sinuata* }
M. calcarea	*Aneura palmata*	*Aneura maxima*
	Metzgeria pubescens	
	Metzgeria furcata	*Hymenophytum* [Typus nach TROLL (1931) nicht ersichtlich]
Mörckia Blyttii		
		Symphyogyne spec. (Brasilien)
		Pallavicinia spec. (Philippinen)
	Pallavicinia Zollingeri	
Monoclea Forsteri		
Monoclea spec. (São Paulo)		
Pellia epiphylla	*Blasia pusilla*	
Pellia Fabbroniana		

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

Thamniscophag verpilzt	Ohne Mycorrhiza	Andere Verpilzungstypen	
Pellia Neesiana *Androcryphia confluens* *Fossombronia Wondraczeki* und *Fossombronia pusilla* *Fossombronia angulosa*			
		Treubia insignis *Haplomitrium Hookeri* *Calobryum Blumii*	thamniscophysalidophag
Anthoceros dichotomus *Anthoceros levis* und sämtliche untersuchten Tropenarten von *Anthoceros*			

reichlich vorhanden ist, deutet darauf hin, daß klimatische Faktoren von Bedeutung sind.

Der Einfluß des Nährsubstrates auf die Symbiose ist bei allen Mycorrhizen bekannt, doch sind Einzelheiten, die gleichzeitig mit der Frage der Bedeutung der Symbiose eng zusammenhängen, erst in wenigen Fällen genauer studiert. Die Versuche über die Bedingungen der Mycorrhizabildung bei den Lebermoosen sind noch im Gange, so daß sie hier nicht erörtert werden sollen.

b) Zytologie.

Schon die ältesten Beobachter der Lebermoosmycorrhiza, Gottsche (1843, 1858) und Schacht (1854), beschreiben für *Preissia commutata* einen vesikeltragenden Pilz. Die Angaben von Beauverie (1902) über die Infektion bei *Fegatella conica* geben kein klares Bild. Neben Vesikeln, die sicher dem eigentlichen Endophyten angehören, findet er noch Fusarium-Konidien (er konnte auch Fusarium isolieren) und kleinere chlamydosporenartige Bildungen, deren Zugehörigkeit nach der Beschreibung schwer festzustellen ist. Man muß daher annehmen, daß hier verschiedene andere Erdpilze eingedrungen waren, wie man sie häufig in älteren, absterbenden Thallusteilen findet, die aber mit der typischen Mycorrhiza nichts zu tun haben. Golenkin (1902) ist der erste, der sich eingehender mit der Mycorrhiza der Marchantiaceen beschäftigt. Er findet, daß die Stärke in den vom Pilz befallenen Zellen verschwunden ist, daß aber Kern und Plasma unverändert bleiben. Er erkennt ferner im Grunde schon die Arbuskeln und ihre Verdauung, wenn er von einem Auswachsen „sehr dünner

und dünnwandiger Schläuche" spricht, deren Wände später „verschleimen", so daß die einzelnen Hyphen nicht mehr zu unterscheiden sind. Wirklich klare Bilder über diese Art der Mycorrhiza bringt aber bekanntlich erst GALLAUD (1905), der auch *Fegatella conica* und *Pellia epiphylla* dem Arbuskel-Sporangiolen bildenden Typus zuordnet. RIDLERS (1922, 1923) Beschreibungen der Infektionen bei *Pellia epiphylla* und *Lunularia cruciata*, sowie Abbildungen der feinverzweigten Arbuskel bestätigen die Zugehörigkeit der beiden Arten zu diesem Typus. Sie kann bei *Pellia* keinerlei Veränderung, bei *Lunularia* jedoch eine leichte Hypertrophie und Deformierung der Kerne in den infizierten Zellen feststellen. CAVERS (1903) hatte bei *Monoclea Forsteri* ebenfalls gefunden, daß die Kerne häufig von den Hyphenverzweigungen eingehüllt und größer sind als die normalen. Auch die Chloroplasten findet er oft in dieser Weise „flechtenähnlich" mit den Pilzhyphen verbunden.

Da alle thamniscophagen Mycorrhizen zwar in ihren Grundzügen ähnlich, in gewissen Einzelheiten jedoch nicht unbeträchtlich verschieden sind, möchte ich trotz der vielen Abhandlungen, die hierüber für die verschiedensten Pflanzenfamilien schon vorliegen, auch auf eine Zusammenfassung der charakteristischen Merkmale dieser Mycorrhizaform bei den Lebermoosen nicht verzichten.

Die Untersuchungen wurden außer am lebenden Material an gefärbten Mikrotomschnitten durchgeführt. Die Pflanzen wurden nach GILSON fixiert und die 10 μ dicken Schnitte mit Hämatoxylin und Safranin-Nachfärbung behandelt. Mit Tannin-Eisen gefärbte Präparate eignen sich besonders gut zur Darstellung der Arbuskel und des Hyphenverlaufs.

Das querwandlose Mycel dringt bei den meisten Arten durch die Rhizoide ein (Abb. 1) und zwar, wenn glatte und Zäpfchenrhizoide vorhanden sind, immer nur durch die glatten; selten sind die Hyphen auch in Übergangsformen mit schwacher Zäpfchenbildung, niemals aber in den englumigen Zäpfchenrhizoiden zu finden. Der Durchmesser der Hyphen beträgt im allgemeinen 4—7 μ, ist aber sehr wechselnd, so daß auch solche mit 12—14 μ sowohl innerhalb des Thallusgewebes wie auch in der Erde nicht selten sind (vgl. auch BUTLER, 1939). Die ältesten, außerordentlich dickwandigen Hyphen (Abb. 2) im Erdboden fand ich bis zu einer Dicke von 17 μ. Sie stellen wohl, ebenso wie die dickwandigen Vesikel, einen Dauerzustand dar, der ihnen die Überwindung ungünstiger Verhältnisse ermöglicht. Mit der v. WISSELINGschen Probe konnte in den Hyphenwänden Chitin nachgewiesen werden.

Sobald die Hyphen durch die Rhizoide hindurch das Thallusgewebe erreicht haben, zeigen sie die Tendenz sich stärker zu ver-

zweigen und besiedeln bestimmte, je nach dem Differenzierungsgrad des Thallus verschiedene Zonen. Drei Grundtypen der Hyphenverteilung im Thallus lassen sich unterscheiden:

1. Naturgemäß ist zu erwarten, daß der Pilz, wenn er durch die Rhizoide eindringt, sich zunächst in den unteren Schichten des Thallus

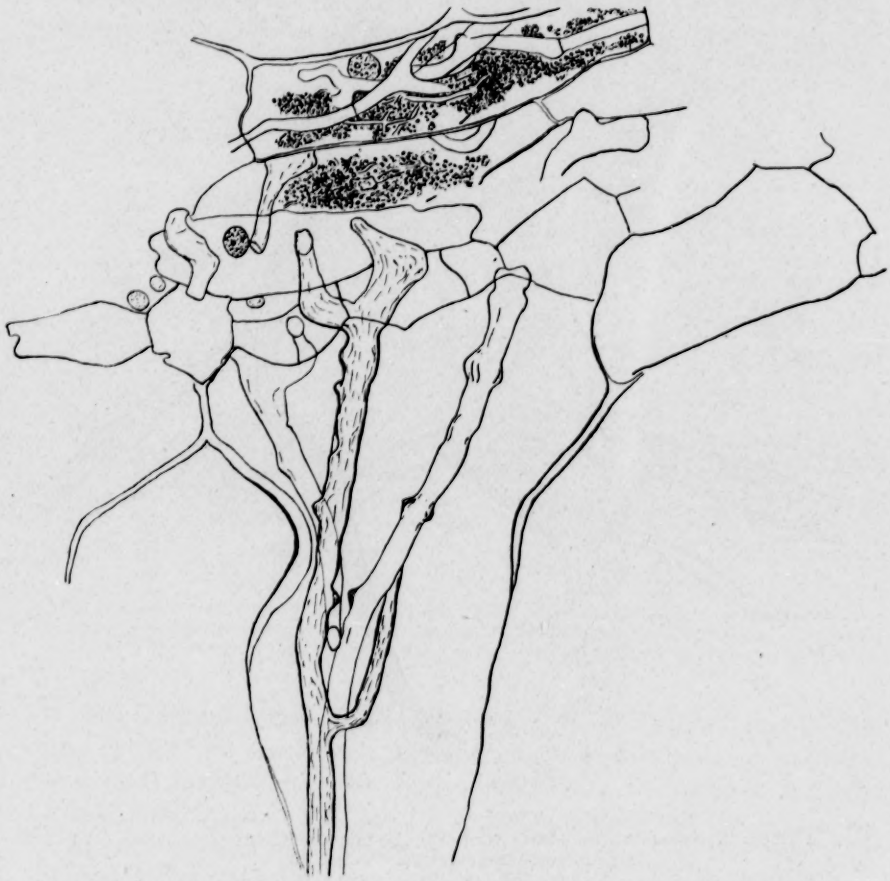


Abb. 1. *Lunularia cruciata.* Eindringen der Hyphen durch ein Rhizoid. Vergr. 480 ×.

gleichmäßig ausbreitet. Dies ist bei einfach gebauten Formen wie *Pellia*, *Monoclea* oder unter den *Marchantiales* z. B. bei *Lunularia cruciata* und anderen der Fall. Der Grad der Infektion ist sehr verschieden, doch kann die Verpilzung in seltenen Fällen bis an die obere Epidermis heranreichen. Diese selbst jedoch wird nie infiziert, ebenso wie die unterste Zellschicht der Infektion meist einen gewissen Widerstand entgegensetzt. Bei *Lunularia* wird, wie bei allen Marchantien, das grüne Assimilationsgewebe gemieden. Eine Pilzwirt- und Verdauungszone lassen sich nicht unterscheiden; Arbuskel- und

Sporangiolenbildung kann in allen Zellschichten auftreten, wie auch die Vesikelbildung nicht an bestimmte Zonen gebunden ist.

2. Das Bild der Pilzinfektion kann jedoch ein völlig anderes werden, wenn bei höher organisierten Thallis neben grünem Assimilationsgewebe

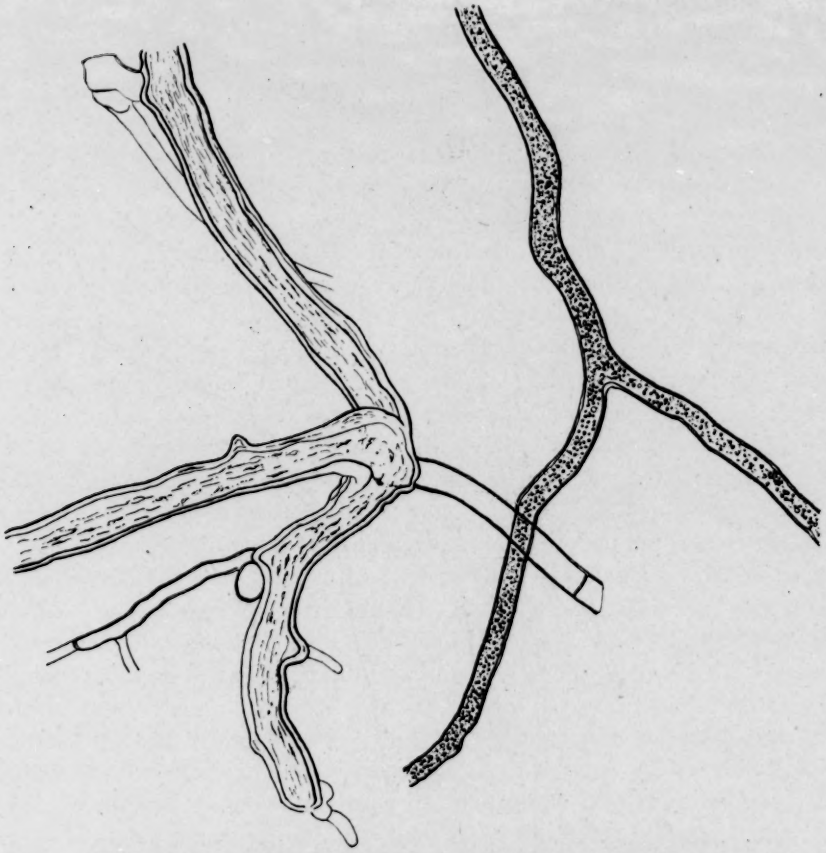


Abb. 2. Normale und stark verdickte Hyphe der thamniscophagen Phycomycetenmycorrhiza. Vergr. 400 ×.

und stärkehaltigem Grundgewebe stärkefreie Leitelemente ausgebildet sind, die auf Querschnitten durch ihr engeres Lumen, auf Längsschnitten durch langgestreckte Form und schiefgestellte Querwände deutlich kenntlich sind und die, wie schon HERZOG (1925) in „Anatomie der Lebermoose" bemerkt, immer pilzfrei sind. Abb. 3 zeigt die bei *Marchantiales* wie *Fegatella*, *Preissia* und *Marchantia* halbkreisförmig um das Leitgewebe angeordnete Verpilzungszone. Diese deckt sich mit der Zone stärkster Assimilatspeicherung und, soweit es sich um anthocyanführende Moose handelt, auch mit der Zone stärkster

Farbstoffanreicherung. Die Thallusflügel wie auch das Assimilationsgewebe bleiben frei von Hyphen. Ölzellen, Schleimzellen und -gänge, sowie sklerenchymatische Elemente werden gemieden. Was die Schleimzellen anbelangt, kommen allerdings nicht selten Ausnahmen vor, vor allem bei *Fegatella conica*. Es können dann Hyphen in die Zellen eindringen, ab und zu kommt es auch zur Bildung normaler Vesikel, doch fand ich nie Arbuskelstadien.

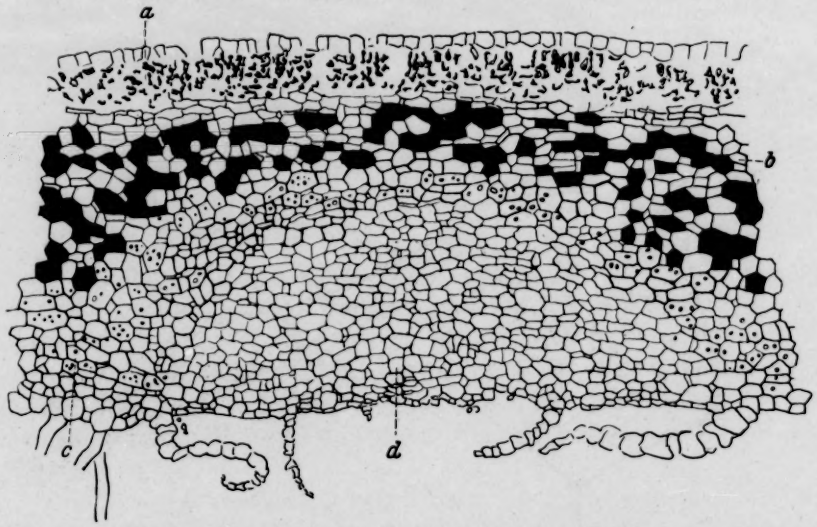


Abb. 3. Querschnitt durch die Mittelrippe eines *Marchantia*-Thallus. *a* Assimilationsgewebe; *b* Speicherschicht mit Pilzverdauungszellen (schwarz); *c* Pilzwirtschicht (querdurchschnittene Hyphen als Kreise gezeichnet); *d* Leitgewebe. Vergr. 75 ×.

Die Verpilzungszone teilt sich bei genauerer Betrachtung in eine den oberen Teil des Halbkreises einnehmende Pilzverdauungsschicht und eine darunter bzw. zu beiden Seiten des Leitgewebes liegende Pilzwirtschicht, deren Zellen nach Form und Inhalt zweifellos als Übergangsgewebe zu werten sind. Die Hyphen sind hier sehr dick und mit Hämatoxylin stark färbbar. Sie sind wenig verzweigt und bilden reichlich Vesikel aus, Arbuskel- und Sporangiolenbildung unterbleibt.

3. Einen dritten Typus der Hyphenverteilung findet man bei den *Anthoceros-Arten*. Die Hyphen dringen hier nicht durch die Rhizoide, sondern direkt in die Zellen oder die schleimführenden Interzellularen des Thallus ein, die sie durchwandern und in deren Erweiterungen sie ebenso wie innerhalb der Zellen Vesikel ausbilden können. Verzweigungen dieser Hyphen dringen in die benachbarten Zellen ein (Abb. 4), in denen sofort eine Aufteilung in außerordentlich feine

Arbuskelzweige eintritt. Pilzwirt- und Verdauungszone lassen sich nicht unterscheiden.

Bei allen Lebermoosen beschränkt sich die Pilzbesiedelung auf die Mittelrippe oder das Stämmchen. Die Thallusflügel, bzw. die Blätter bei den foliosen Formen, bleiben ebenso frei von Verpilzung wie der Vegetationspunkt und die Fortpflanzungsorgane.

So verschieden die Art und Weise ist, in der sich der Pilz im Thallusgewebe ausbreitet, so ähnlich sind die Organe, die er ausbildet. Was

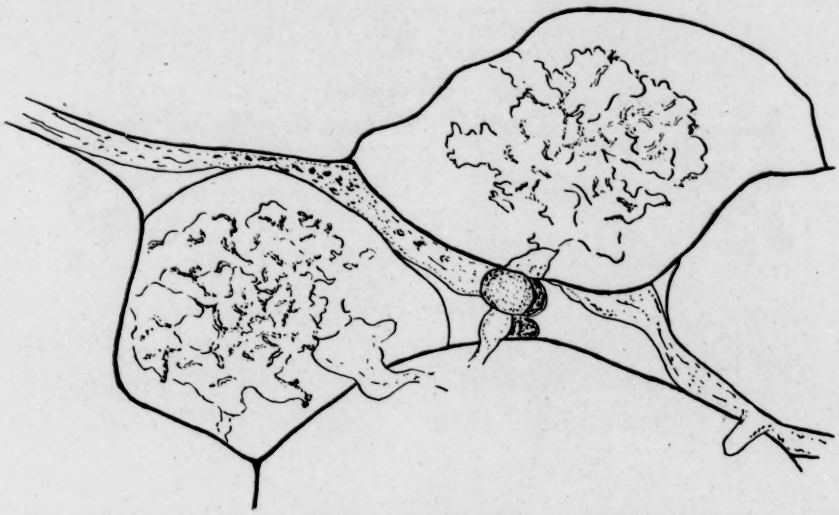


Abb. 4. *Anthoceros spec.* Interzellulare Hyphen mit intrazellularer Arbuskelbildung (späte Stadien). Vergr. 756 ×.

zunächst die *Vesikel* anbetrifft, die zu allen Jahreszeiten vorhanden sein können, so ist ihre Funktion noch recht umstritten. Während die meisten Forscher sie nach ihrem meist aus großen Öltropfen bestehenden Inhalt einfach als Speicherorgane betrachten, fanden PEYRONEL (1923, 1924, 1937) und v. D. PIJL (1934) sporangien- oder oogonienähnliche Bildungen. Da nach PEYRONELs Angaben die Sporen hauptsächlich im Spätsommer und Herbst in den abgestorbenen Pflanzenteilen gebildet werden sollen, untersuchte ich in dieser Zeit neben den grünen Thalli mehrmals die schon braunen Teile verschiedener Moose, vor allem einer *Fegatella conica*, die sich durch besonderen Vesikelreichtum auszeichnete, und die ich außerdem ohne Schwierigkeit jederzeit am natürlichen Standort erhalten konnte. Die Vesikel waren in diesen ältesten Teilen meist mit einer dicken Membran versehen, die wie bei den dickwandigen Hyphen aus mehreren aufeinandergelagerten Lamellen aufgebaut ist. Die inneren Schichten nehmen die Färbung, besonders die Rotfärbung des Safranins, stärker auf als die äußeren.

Eine deutliche Zwei- oder sogar Dreischichtigkeit, wie PEYRONEL und LIHNELL (1913) sie nachweisen konnten, ist jedoch nicht vorhanden. Zum größten Teil waren die Vesikel mit großen Öltropfen erfüllt, teils waren sie leer oder zeigten auf den ersten Blick sporenähnliche Gebilde, die sich jedoch niemals mit Sicherheit als solche identifizieren ließen. Da die Gefahr von Fremdinfektionen bei den in Zerfall begriffenen Geweben eine sehr große ist, ist hier besondere Vorsicht am Platze. In den jüngeren lebenden Thallusteilen finden sich neben allen Übergängen zwischen dünnwandigen und dickwandigen ölspeichernden Vesikeln mit wenigen Kernen solche mit einer auffallenden Anhäufung kleinerer Kerne im wenig differenzierten, gleichmäßig granulierten Plasma (Abb. 5). Ich halte es durchaus für möglich, daß sie Vorstadien einer Sporenbildung darstellen, die vielleicht innerhalb des lebenden Thallusgewebes nicht zur Entwicklung kommen können. Es gelang mir jedoch nicht, irgendwelche Stadien zu finden, die auf eine Weiterentwicklung in diesem Sinne deuten könnten.

Größe und Häufigkeit der Vesikel wechseln je nach der Moosart sehr. Klein und spärlich sind sie z. B. bei den meisten *Anthoceros*-Arten und bei den Fossombronien mit einem Durchmesser von etwa 30 μ; bei *Fegatella conica*, bei der sie sich in älteren Zellen oft in großer Zahl vorfinden, können sie einen durchschnittlichen Längendurchmesser von 45—50 μ und einen Breitendurchmesser von 35—38 μ erreichen.

Die *Arbuskel* werden im allgemeinen als recht ephemere Gebilde dargestellt. Bei den Lebermoosen bleiben sie meist lange erhalten, was zweifellos als Zeichen einer besonders regen Austauschtätigkeit zwischen den Symbionten aufgefaßt werden muß. Bei genügend dünnen Schnitten (etwa 8 μ) und geeigneter Färbung sind sie leicht in allen Stadien zu beobachten. Abb. 6 stellt Arbuskelstadien von *Fossombronia* dar, doch kann bei anderen Gattungen die Aufteilung der Verzweigungen eine viel feinere sein. Am schönsten erhält man die frühen Arbuskelstadien in jungen, 3—4 Wochen alten *Marchantia*-Thalli, die aus Brutkörpern oder Sporen auf infizierter Erde leicht gezogen werden können. Sie zeigen das typische Bild der bäumchenartigen, äußerst feinen dichotomen Verzweigungen, deren zunächst noch scharfe Umrisse in älteren Teilen undeutlich und verschwommen werden, was auf ihre allmähliche Auflösung hindeutet. Schließlich bleibt nur eine feingranulierte, wolkige Masse übrig, die sich mehr und mehr zusammenzieht, je mehr auch die gröberen Hyphenteile kollabieren. Auf diese Weise entsteht der Endzustand der „*Sporangiole*“ (JANSE 1897), die in traubig zusammengeballten Klumpen der kollabierten Hyphe ansitzt. Verhältnismäßig früh erfolgt die Sporangiolenbildung bei allen *Pellia*-Arten (Abb. 7); bei den Marchantien sind meist nur Anfänge dieser

Stadien vorhanden, und wieder bei anderen, wie z. B. bei allen *Anthoceros*-Arten, kann man zwar eine Aufteilung in feine und allerfeinste

Abb. 5. *Pellia Fabbroniana*, Vesikel. Vergr. 1380×.

Verzweigungen, deren Umrisse sich schon aufzulösen beginnen, niemals aber eine Zusammenballung zu sporangiolenähnlichen Bildungen beobachten.

Eigenartige Unterschiede in der Aktivität des Pilzsymbionten bei ein und derselben Pflanze ließen sich bei *Mörckia Blyttii* nachweisen.

Die im Juli im Hochgebirge gesammelten Rasen wiesen bei ihrer zytologischen Untersuchung die thamniscophage Mycorrhiza mit auf-

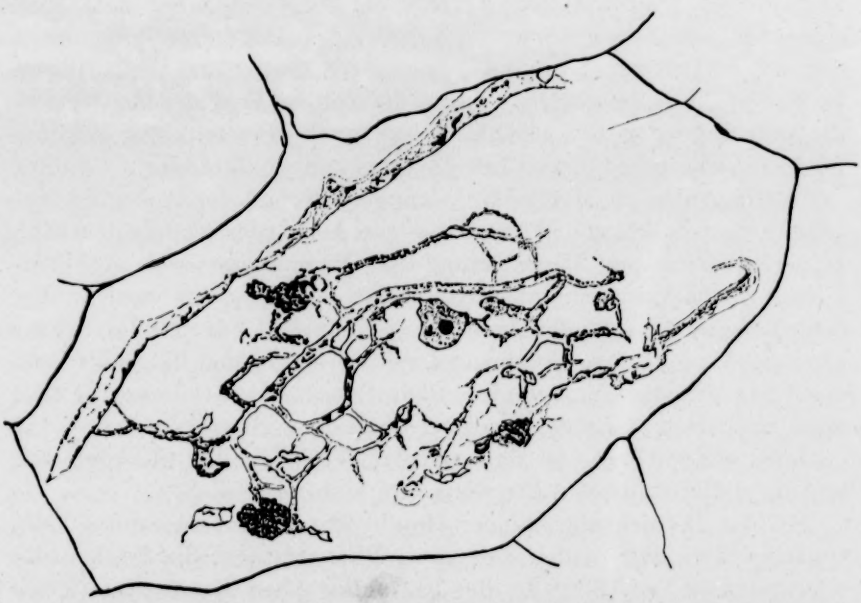


Abb. 6. *Fossombronia angulosa.* Arbuskel mit beginnender Sporangiolenbildung. Vergr. 1032×.

fallend starker Sporangiolenbildung auf. Die Hyphen waren dünn, die Vesikelbildung fast gänzlich unterdrückt. Nach $1^1/_2$jähriger Kultur im Gewächshaus untersuchte ich dieselben Pflanzen nochmals und

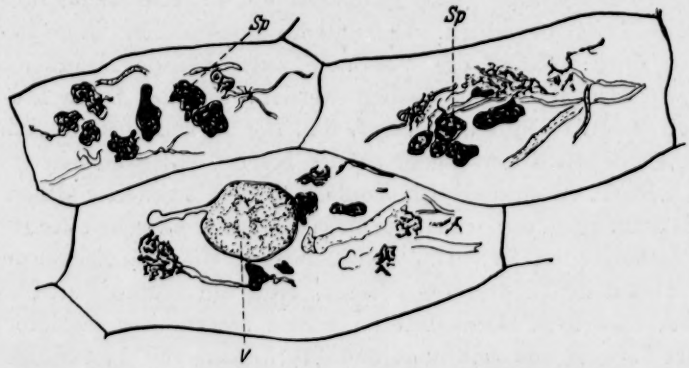


Abb. 7. Sporangiolenbildung (*Sp*) bei *Pellia epiphylla*, die untere Zelle mit Vesikel (*V*). Vergr. 480×.

fand nun das Mycorrhizabild so verändert, daß ich zunächst glaubte, einen anderen Pilzsymbionten vor mir zu haben. Die Pilzhyphen waren wesentlich dicker und stark mit Reservestoffen angefüllt. Die

Vesikel waren groß und reichlich, auch Arbuskelbildung war vorhanden, jedoch konnte ich nur selten eine Verdauung des Hyphenmaterials beobachten. Insgesamt war es also der Eindruck eines wesentlich aktiveren und besser ernährten Pilzmycels. Die Erscheinung kann nur so erklärt werden, daß das unter extremen Verhältnissen im Gebirge wachsende Moos durch die völlige Veränderung der Bedingungen in der Gewächshauskultur auch das fein abgestimmte Gleichgewicht gegenüber seinem Symbionten völlig ändert.

Bei den meisten Mycorrhizen konnte während der Austauschvorgänge zwischen Pilz und Wirtspflanze eine mehr oder weniger deutliche Hyperchromatie und Vergrößerung des Gesamtkerns sowie eine Vermehrung und Volumzunahme der Nucleolen beobachtet werden. Bei den Lebermoosen sind diese Erscheinungen nur minimal ausgeprägt. Eine geringe Volumzunahme der Kerne und Nucleolen war aber im Arbuskel- und beginnenden Sporangiolenstadium bei den einzelnen Arten mehr oder weniger deutlich vorhanden.

Eine weitere Frage ist die nach dem Verhalten der Chloroplasten und ihrer Einschlüsse in den vom Pilz besiedelten Zellen.

Bei der Betrachtung dünner Hand- oder Mikrotomschnitte fällt zunächst auf, daß in den verpilzten Pflanzenzellen die Stärke verschwunden ist, ein Vorgang, der bei endotrophen Mycorrhizen lange bekannt und viel diskutiert ist und daher nur noch der kurzen Hinzufügung bedarf, daß der Stärkeabfall erst eintritt, wenn die Hyphen in die Zelle eingedrungen sind, doch dann sehr rasch erfolgt.

Die Beobachtung der Chloroplasten selbst bringt größere Schwierigkeiten mit sich. Die Untersuchungen wurden daher zunächst bei den nur einen oder wenige große Chloroplasten in jeder Zelle führenden *Anthoceros*-Arten begonnen. Vorzüglich eigneten sich einige tropische Formen, doch können die Vorgänge auch bei dem einheimischen *Anthoceros levis* recht gut verfolgt werden. Bei der Betrachtung der lebenden Schnitte fällt schon auf, daß der in sehr frühen Arbuskelstadien als deutlich umrissener grüner Körper zwischen den Hyphenverzweigungen erkennbare Chloroplast in den ältesten Stadien fehlt, d. h., daß nur noch ein diffuser grüner Schimmer zwischen der Hyphenmasse festzustellen ist. Die Einzelstadien, die die Zerstörung des Chloroplasten deutlich werden lassen, sind am besten an Mikrotomschnitten zu sehen. Das Material wurde hierzu in gesättigter alkoholischer Lösung von Sublimat und Pikrinsäure mit 24stündiger Einwirkung fixiert. Die mit Säurefuchsin gefärbten Schnitte wurden in Glyzerin beobachtet. Schaltet man vor die Säurefuchsinfärbung eine schwache Hämatoxylinfärbung ein, so wird das unterschiedliche Verhalten von Kern und Chloroplasten deutlich. Während der Kern niemals wesentliche Veränderungen aufweist, wird der Chloroplast

oft in merkwürdige Formen zusammengepreßt, bzw. auseinandergezogen, so daß man häufig Stadien findet, in denen die einzelnen Teile nur noch durch einen dünnen Verbindungsstrang zusammenhängen. Schließlich werden die Teilstücke einzeln und weit auseinanderliegend gefunden. Mehr und mehr wird die Chloroplastenmasse so zerstückelt, bis schließlich nur noch kleinste Teilchen vorhanden sind, deren Ursprung und Zugehörigkeit nicht mehr sicher festzustellen ist. Der ganze Vorgang scheint zunächst ein mechanischer zu sein, während später, wenn mit den älteren Arbuskelstadien der Höhepunkt des Austauschprozesses zwischen Pilz und Moospflanze erreicht ist, wohl chemische Prozesse mit eingreifen und die endgültige Zerstörung der Chloroplastenreste bewirken.

Bei allen übrigen, viele kleine Chloroplasten enthaltenden Arten ist der Vorgang wesentlich schwieriger zu verfolgen. Zwar erscheint die verpilzte Zone als Ganzes oft völlig entfärbt, doch kann das darauf zurückgeführt werden, daß das feine Hyphennetz die Bestandteile der Wirtszelle völlig umspinnt und daher auch die grüne Färbung der Chloroplasten großenteils verdeckt. Bei der Durchsicht der Mikrotompräparate erwies es sich, daß die Chloroplasten in allen Arbuskelzellen noch unverändert vorhanden waren, während sie in Sporangiolenzellen meist in wesentlich verringerter Zahl zu finden sind. Eine teilweise Degeneration der Chloroplasten scheint also auch hier vorhanden zu sein, doch sind die Vorgänge im einzelnen innerhalb des sich auflösenden Hyphenmaterials nicht zu verfolgen.

c) Isolierungsversuche.

Die Phycomyceten der thamniscophagen Verpilzungstypen setzen bekanntlich der Isolierung außerordentliche Schwierigkeiten entgegen, so daß es noch niemals mit Sicherheit gelungen ist, den Pilzsymbionten in Reinkultur zu erhalten und die Synthese zu rekonstruieren. Auch bei den Lebermoosen sind neben zahlreichen negativen Ergebnissen zwar einige Angaben scheinbar erfolgreicher Isolierung vorhanden, es fehlt jedoch jegliches Beweismaterial. Ridler (1922, 1923) und Auret (1930) erhielten ohne Schwierigkeit aus *Pellia epiphylla* und *Lunularia cruciata* ein der Gattung *Phoma* angehöriges Mycel. Chaudhuri und Rajaram (1926) konnten sogar mit dem aus Schnitten isolierten Pilz angeblich wieder eine Synthese erzielen. Da jedoch in der Übersetzung der indischen Originalarbeit eine Charakterisierung des auswachsenden Mycels fehlt und die Syntheseversuche sehr mangelhaft beschrieben sind, ist eine Beurteilung der Ergebnisse nicht möglich. Nach meinen eigenen Erfahrungen ist bei Schnitten, deren obere und untere Zellschichten nicht entfernt sind, trotz Vorbehandlung mit antiseptisch wirkenden Flüssigkeiten die Gefahr von Fremdinfektionen sehr groß.

Zur Durchführung einwandfreier Isolierungen wandte ich die von BURGEFF (1936) bei den Orchideen erprobte Methode an. Die Thalli werden zunächst von Erde und Rhizoiden befreit und die nun glatte Unterseite unter fließendem Wasser mittels eines feinen Pinsels mit Seife gewaschen, so daß durch die Schaumwirkung der noch anhaftende Schmutz weitgehend entfernt wird. Nachdem die Pflanzen gut mit Leitungswasser abgespült worden sind, werden sie in Chlorkalklösung (10 g Chlorkalk auf 140 cm^3 Wasser) 8—10 Min. antiseptisch behandelt, sehr zarte Thalli selbstverständlich entsprechend kürzer. Nach gründlichem Durchspülen in sterilem Wasser werden mit abgeflammter Rasierklinge dünne Längsschnitte durch die Mittelrippe geführt und auf sterilem Objektträger in einen Tropfen steriles Wasser gebracht. Nun werden unter dem Binokular mittels feiner Lanzette je einige Zellschichten der Unter- und Oberseite abgeschnitten, so daß nur die mittleren Gewebeteile übrigbleiben, die nochmals in einem Tropfen sterilen Wassers gewaschen und mit einer feinen Präpariernadel unter den in einer Petrischale dünn ausgegossenen Nährboden geschoben werden. Mit dieser Methode ließen sich Fremdinfektionen fast völlig vermeiden. Als Nährsubstrate wurden zunächst 1%iger Regenwasser- oder Leitungswasseragar ohne Zusätze verwendet. Später wurden Salze und organische Zusätze beigegeben. Nur auf diesen letzteren, vor allem auf 1%igem Malzboden, fand überhaupt ein Auswachsen von Pilzhyphen statt.

Aus einem Schnitt wachsen meist nicht mehr als 2—3 kräftige Hyphenspitzen aus, die einige Tage lang ein normales Wachstum aufweisen, allmählich stellen sie es jedoch ein und sterben ab. Dieselben Erscheinungen geben z. B. MAGROU (1935, 1936, 1937, 1939) für *Arum*, BURGEFF (1938) für *Psilotum* und LIHNELL (1939) für *Juniperus* an. Als günstig erwies sich bei meinen Versuchen ein möglichst dünnes Ausgießen des Nährbodens, eine geringe Agarkonzentration (0,8—1%) und ein p_H-Wert von 6—7,5. Saure Substrate werden durchweg sehr schlecht ertragen. Fleischwassergelatine eignet sich nicht als Kultursubstrat, ebensowenig Pflaumen- oder Kartoffelextrakte. Die Hyphen kamen, auch wenn die Böden mit Kalkwasser (DAB.) neutralisiert waren, überhaupt nicht zum Auswachsen. Ähnliche Resultate wie Malzzusätze geben Glukose, Amygdalin und Mannit, dagegen kann Stärke nur wenig, Laevulose nicht verwertet werden. Bei der Prüfung verschiedener organischer Stickstoffquellen wie Leucin, Alanin, Asparagin, Pepton u. a. ergab sich als weitaus bestes Nährsubstrat ein Zusatz von 1% Albumen ovi. Die querwandlosen Hyphen können hier eine Länge von $1^1/_2$ cm erreichen, sind normal verzweigt und bilden hie und da dünnwandige Vesikel aus. Ein Zusatz von 1% $CaCl_2$ wirkt sich günstig aus. Ein Ersatz des Hühnereiweißes durch pflanzliches

Eiweiß, etwa Erbsenextrakt, ergab schlechtere Resultate. Auch durch Zusätze von Aneurin, Nikotinsäureamid, Adermin, Biotin, Askorbinsäure und Laktoflavin konnte kein wesentlicher Fortschritt erzielt werden. Ebenso erwies sich ein durch Bakterienfilter gegebener frischer Erd- oder Pflanzenextrakt als wirkungslos.

Da auf die bisher angegebene Art und Weise die Möglichkeit eines Erfolges sehr gering ist, versuchte ich anderweitig an das Problem heranzukommen und die Bedingungen des Pilzwachstums zu studieren. Bei stark verpilzten tropischen *Marchantia*-Arten gelingt es nämlich, zunächst unter Verzicht auf absolute Reinkultur, den Pilz in Verbindung mit der lebenden Pflanze neben dieser zu kultivieren.

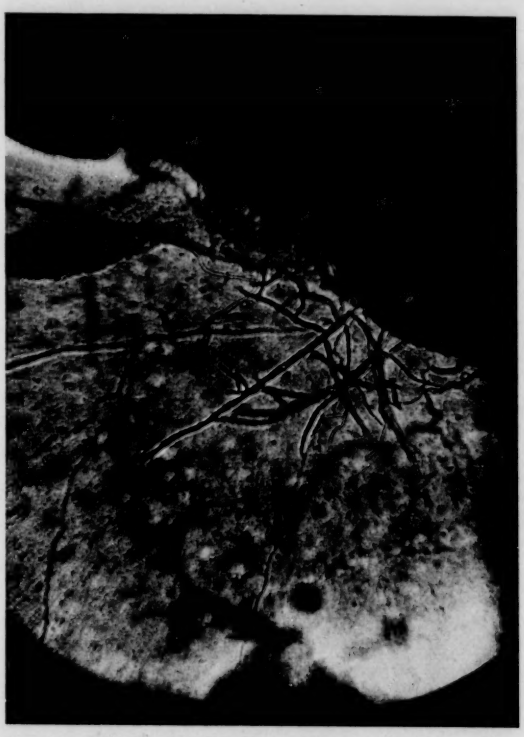


Abb. 8. Auf Agarplatte auswachsende Phycomycetenhyphen nach 2 Tagen. Phot.

Legt man sauber gewaschene[1] und von Rhizoiden befreite Thalli (man verwendet am besten Pflanzen, die auf kleinen Kulturtöpfen stark übereinandergewachsen sind, denen daher auf der Unterseite kaum Erde anhaftet) auf Regenwasseragar aus, so beginnen die Hyphen schon nach 1—2 Tagen kräftig aus der Mittelrippe auszuwachsen und können bei normaler Verzweigung und Vesikelbildung in etwa 3 Wochen eine Länge von 3 cm erreichen; der durchschnittliche Tageszuwachs beträgt also mehr als 1 mm (Abb. 8 zeigt die auswachsenden Hyphenspitzen 2 Tage nach dem Auflegen des Thallus). Gleichzeitig auftretende Fremdinfektionen von Pilzen und Bakterien stören auf dem sehr armen Substrat wenig und bleiben hinter dem rasch auswachsenden Phycomyceten zurück. Sie gewinnen erst die Oberhand, wenn dieser, nach etwa 4 Wochen, sein Wachstum langsam einstellt.

[1] Eine Chlorkalkbehandlung muß in diesem Falle unterbleiben, da sie den Thallus zu sehr schädigt.

Noch bessere Resultate erzielte ich mit folgender Methode: Die wie im vorhergehenden Versuch behandelten Thalli werden in Reagensgläsern an Fäden senkrecht in filtrierten Erdextrakt (p_H 6,7) gehängt, so daß die Schnittstellen, wie Abb. 9 zeigt, den Wasserspiegel eben berühren. Das Wachstum der in die Flüssigkeit hineinwachsenden Hyphen ist ein ungewöhnlich rasches. Innerhalb von 4—6 Wochen wird ein dichter Docht, bestehend aus vielen dicken Einzelhyphen, die aus der Mittelrippe auswachsen, in einer Länge bis zu 7 cm gebildet. Die mit grobkörnigem Plasma erfüllten Haupthyphen haben einen Durchmesser von etwa 10 μ. Sie sind niemals septiert und sind in ihrem Aussehen durchaus identisch mit den in die Rhizoide eindringenden Hyphen aus dem Erdboden. Die meist am Ende kurzer Seitenhyphen entstehenden kugeligen, ölhaltigen Vesikel erreichen eine Größe von 34—36 μ (Abb. 10). Das Pilzmycel bleibt bei dieser Kulturmethode lange am Leben.

Abb. 9. Kultur des Phycomyceten in Reagensgläsern. Links: in Regenwasser (das stark lichtbrechende Büschel besteht aus Rhizoiden; die Hyphen wachsen hier nur sehr spärlich aus). Mitte: auswachsende Hyphen in Erdauszug p_H 5,7. Rechts: auswachsende Hyphen in Erdauszug p_H 6,7. Phot.

d) Syntheseversuche mit nicht antiseptisch behandelten Pflanzen.

Das eigenartige Verhalten des Phycomyceten, nur in Verbindung mit der lebenden Pflanze auszuwachsen, gestattet es, obwohl bisher nicht mit absoluten Reinkulturen gearbeitet werden konnte, einwandfreie Synthesen herzustellen, sowie über die Identität der Mycelien bei den thamniscophagen Lebermoosmycorrhizen Näheres auszusagen.

Die Versuchsanordnung war folgende: etwa 10 cm weite, mit gewaschenem Quarzsand gefüllte Blumentöpfe werden nach Trockensterilisierung bei 150° mit sterilem Regenwasser gut angefeuchtet. Auf der einen Seite wird ein älterer, verpilzter *Marchantia*-Thallus aufgelegt, ihm gegenüber in 3—4 cm Abstand einige Brutkörper. Da diese nie mit dem Symbionten infiziert sind, ist es nicht einmal notwendig, sie aus einer aseptischen Kultur zu entnehmen. Nach 6 bis 8 Wochen sind unter günstigen Kulturbedingungen die aus den Brutkörpern hervorgegangenen Jungpflanzen sämtlich infiziert. Daß wirklich nur der aus der lebenden Pflanze auswachsende Phycomycet die Infektion hervorzubringen vermag, wurde durch Kontrollversuche nachgewiesen. Es wurde in diesen Fällen statt des Thalluslappens ein Erdklumpen aus der stark verpilzten Kultur der mycorrhizaführenden Originalpflanze aufgelegt. Nach mehreren Monaten waren die Jungpflanzen immer noch völlig pilzfrei. Die im Gewächshaus offen stehenden Kulturen wurden mit Regenwasser gegossen.

Abb. 10. Die Phycomycetenhyphen nach 4wöchiger Kultur in wäßrigem Erdauszug. Phot.

Eigentümlicherweise gelingen die Infektionsversuche nicht, wenn sie in mit Watte verschlossenen Erlenmeyerkolben ausgeführt werden. Auch ältere mycorrhizaführende Pflanzen verlieren die Infektion unter diesen Umständen innerhalb kürzester Zeit. Es ist die Aufgabe weiterer Untersuchungen, die Gründe für dieses Ausbleiben der Mycorrhiza näher zu erforschen und dadurch Wege zu finden, die hemmenden Faktoren auszuschalten. Diese Untersuchungen, die sich ganz allgemein mit den Bedingungen der Mycorrhizabildung befassen, sind noch nicht abgeschlossen und sollen daher hier nicht erörtert werden.

Eine Frage, die hinsichtlich der mehr oder weniger großen Ähnlichkeit aller thamniscophagen Mycorrhizen immer wieder auftaucht, bisher aber nirgends beantwortet werden konnte, ist die nach der

systematischen Zusammengehörigkeit ihrer Pilze. Innerhalb der Lebermoosmycorrhiza ist die Übereinstimmung eine so große, daß man nicht umhin kann, eine sehr nahe Verwandtschaft der mycorrhizabildenden Phycomyceten anzunehmen, ja die Möglichkeit zu erörtern, daß es sich überall um ein und denselben Pilz handelt. Geringe Unterschiede bei den einzelnen Lebermoosarten, was Hyphendicke, Größe und Zahl der Vesikel, Feinheit der Arbuskelverzweigungen und ähnliches anbelangt, können durch Einflüsse der Wirtspflanze bedingt sein und berechtigen daher nicht zu der Annahme, daß verschiedene Pilze vorliegen.

Die positiven Infektionsversuche auf Sand führten hinsichtlich dieser Frage zu folgender Überlegung: Tritt überall ein und derselbe Pilz als Mycorrhizabildner auf, so muß es möglich sein, jedes unverpilzt kultivierte Moos, das normalerweise die thamniscophage Mycorrhiza führt, mit jedem aus einem anderen thamniscophag verpilzten Moos auswachsenden symbiontischen Mycel zu infizieren. Tatsächlich gelangen diese Versuche bei einer ganzen Reihe verschiedener Arten. In der folgenden Tabelle wurde Infektion jeweils mit +, negatives Ergebnis mit — bezeichnet. Jeder Einzelversuch wurde fünfmal mit ebenso vielen Kontrollen angesetzt. Die Versuche wurden in der oben beschriebenen Weise auf Sand ausgeführt.

Verpilzte Thalli	*Brutkörper*	
Marchantia geminata	*Marchantia geminata*	+
Marchantia geminata	*Marchantia multiradia*	+
Marchantia thermarum	*Marchantia geminata*	+
Preissia commutata	*Marchantia grisea*	+
Preissia commutata	*Marchantia paleacea*	+
Androcryphia confluens	*Marchantia grisea*	+
Marchantia geminata	*Lunularia cruciata*	(—) +
Lunularia cruciata	*Lunularia cruciata*	(—) +
Pellia epiphylla	*Marchantia geminata*	—
Anthoceros spec.	*Marchantia multiradia*	—

Die Ergebnisse sind also folgende:

1. Alle *Marchantia*-Arten sind unter sich leicht zur Infektion zu bringen. Man erhält in allen Fällen die typische Mycorrhiza, während die Kontrollversuche mit verpilzter Erde negativ ausfielen.

2. Auch *Preissia* und die systematisch etwas fernerstehende *Androcryphia* vermögen ihren Endophyten ohne weiteres auf junge *Marchantia*-Pflanzen zu übertragen.

3. *Pellia epiphylla* sowie die systematisch den Marchantien sehr nahestehende *Lunularia* gaben zunächst negative Resultate, was um so erstaunlicher war, als auch *Lunularia*-Brutkörper nicht durch verpilzte *Lunularia*-Pflanzen infiziert werden konnten. Es erklärte sich dies

jedoch bald auf einfache Weise: die verpilzte Ausgangspflanze selbst verliert nämlich bei diesen Arten auf der Sandkultur innerhalb kürzester Zeit ihre Mycorrhiza, so daß es selbstverständlich ist, daß auch die Jungpflanzen keine Verpilzung annehmen. Bei späteren Versuchen, bei denen die Sandtöpfe bis zur Hälfte in kleinen Glasschalen mit Regenwasser standen, so daß eine gleichmäßigere Feuchthaltung des Substrates gewährleistet ist, gelangen auch die Syntheseversuche bei *Lunularia*-Pflanzen untereinander sowie zwischen *Lunularia* und *Marchantia*. Die Versuche mit *Pellia* wurden nicht wiederholt, doch ist anzunehmen, daß auch sie gelingen werden.

4. Der einzige Fall, bei dem ein abweichendes Pilzmycel zu vermuten ist, ist derjenige von *Anthoceros*. Obwohl der Thallus nach wie vor seine Mycorrhiza beibehält, tritt keine Infektion der jungen Marchantien ein. Die umgekehrten Versuche, aus Sporen gezogene Jungpflanzen von *Anthoceros* durch *Marchantia*-Mycorrhizen oder auch durch *Anthoceros* selbst zu infizieren, sind noch nicht abgeschlossen.

Nach den bisherigen Ergebnissen läßt sich also mit einiger Sicherheit annehmen, daß innerhalb der thamniscophagen Lebermoosmycorrhiza die Mehrzahl der Moose von dem gleichen Pilzmycel infiziert ist. Die durch andere Lebermoosarten übertragenen Mycorrhizen unterscheiden sich nicht von denen des natürlichen Standorts.

2. Die thamnisco-physalidophage[1] Mycorrhiza.

a) Die typische Form bei Symphyogyne und Pallavicinia.

Bei der normalen thamniscophagen Mycorrhiza ist nicht ohne weiteres ersichtlich, ob der Pflanzenzelle durch die Verdauung der feinen Arbuskelzweige ein wesentlicher Anteil an Pilzmaterial zufällt, da diese ja kaum Reservestoffe enthalten, sondern viel eher als haustoriale Aufnahmeorgane des Pilzes angesehen werden können. Mehr zugunsten der Moospflanze verschiebt sich das Gleichgewicht bei gewissen phycomycetoiden Formen, bei denen auch die Vesikel und damit der größte Teil der durch die Pilze gebildeten Speicherstoffe der Verdauung durch die Mooszelle anheimfallen. Es lassen sich dabei Typen, die noch stark der thamniscophagen Mycorrhiza ähneln, nicht scharf trennen von solchen, die mit dem Arbuskel-Sporangiolen-bildenden Phycomyceten nur noch wenig Gemeinsames haben.

Als Grundtypus dieser Verpilzung sei zunächst der Fall von *Symphyogyne spec.* (Brasilien) beschrieben, der der thamniscophagen Mycorrhiza sehr nahesteht. Das Untersuchungsmaterial stammte von lebenden Gewächshauskulturen.

Der Hyphencharakter ähnelt durchaus dem im vorhergehenden Kapitel beschriebenen Phycomyceten, ebenso die an kurzen Seitenästen

[1] Physalis (gr.) = die Blase.

entstehenden großen, außerordentlich reich und fein verzweigten Arbuskel, die an Zahl jedoch zugunsten einer sehr vermehrten Vesikelbildung zurücktreten (Abb. 11). Die Vesikel (Länge etwa 40 μ, Breite

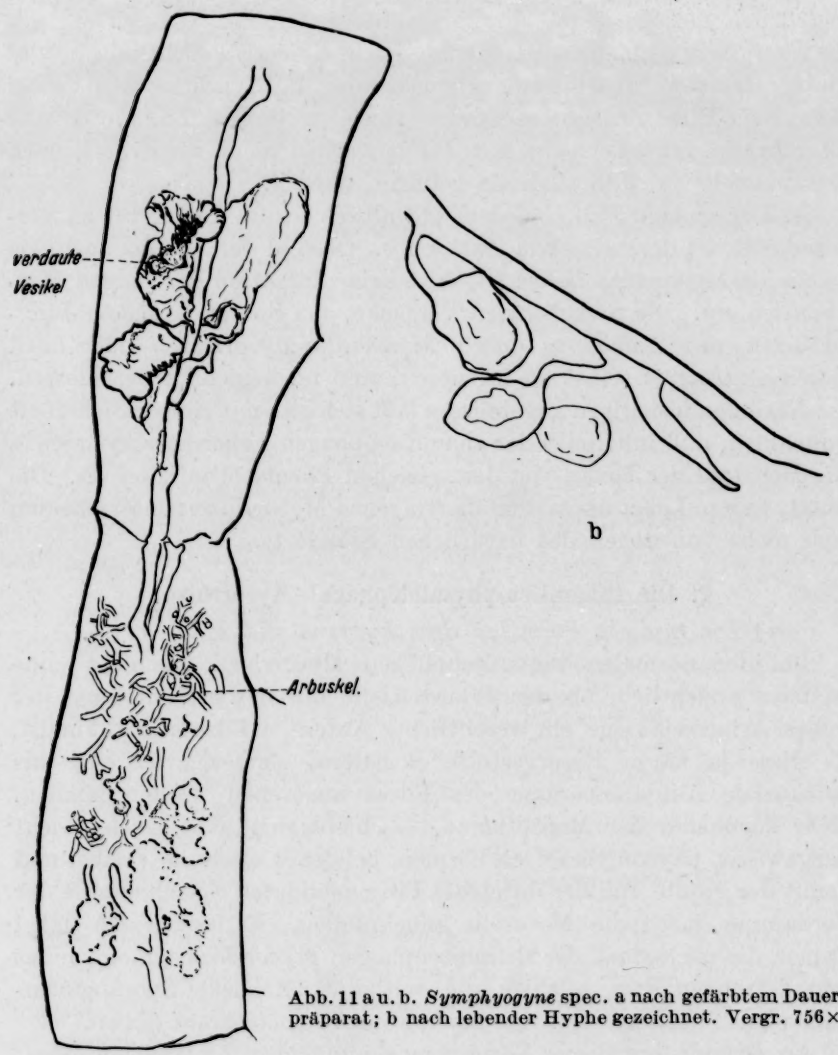


Abb. 11 a u. b. *Symphyogyne* spec. a nach gefärbtem Dauerpräparat; b nach lebender Hyphe gezeichnet. Vergr. 756×.

etwa 20 μ) werden meist zu mehreren in jeder Zelle an kurzen, dünnen, meist unverzweigten Seitenhyphen als endständige, dünnwandige Blasen gebildet. Sie enthalten zunächst feinkörniges Plasma, selten kleine Öltropfen und kollabieren sehr rasch unter der verdauenden

Einwirkung der Wirtszelle. Bei der mit *Symphyogyne* nahe verwandten Gattung *Pallavicinia*[1], die in ihrer Verpilzung ziemlich mit dieser übereinstimmt, ließen sich ab und zu auch ölhaltige Vesikel mit stärker verdickten Wänden nachweisen. Die Vesikel sind etwas kleiner und zahlreicher als bei *Symphyogyne*, die spärlichen Arbuskel werden auch hier rasch in Sporangiolen übergeführt.

Die Zone der Verpilzung wird in beiden Fällen bestimmt durch stark ausgeprägte Leitstränge, die aus langgestreckten, braunen, ver-

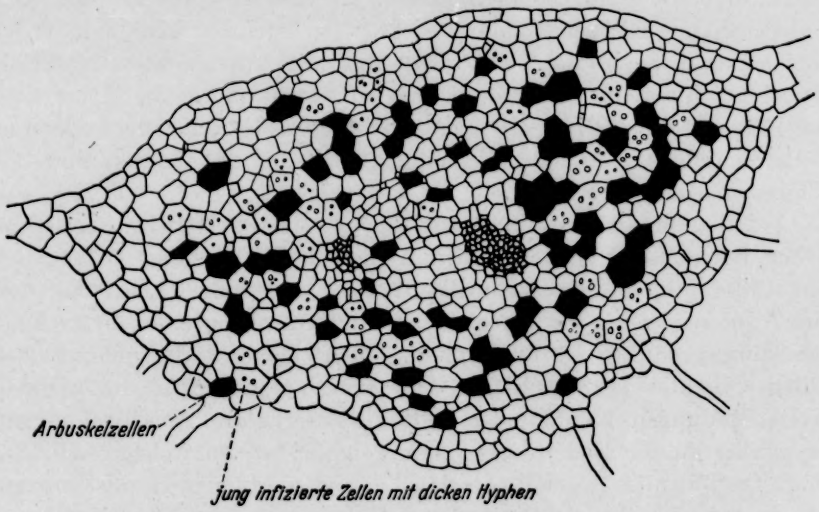


Abb. 12. *Symphyogyne spec.* Querschnitt durch die Mittelrippe. Pilzverdauungszellen schwarz, Pilzwirtzellen punktiert. In der Mitte ist der Thallus von 2 Leitsträngen durchzogen. Vergr. 75×.

dickten Zellen bestehen und einzeln oder zu mehreren die Mittelrippe durchziehen. Die Mycorrhiza beschränkt sich auf die umliegenden Zellen (Abb. 12).

b) Abweichende Typen.

Nur durch die Kenntnis der deutlich thamnisco-physalidophagen Typen von *Symphyogyne* und *Pallavicinia* zu verstehende Verpilzungsarten sind diejenigen von *Treubia* und *Calobryum*, zwei aus Java stammenden Lebermoosen, die ich in Form von Alkoholmaterial zu untersuchen Gelegenheit hatte. Wahrscheinlich gehört auch der Typus des bei uns heimischen, ziemlich seltenen *Haplomitrium* hierher (Lilienfeld 1911). Die Orte der Infektion sind entsprechend den morphologischen Verschiedenheiten zwischen *Treubia* einerseits und

[1] Meine Untersuchungen beziehen sich auf Alkoholmaterial einer zarten Form mit asymmetrischen Thallushälften aus *Attimonan* (Philippinen) leg. Burgeff. Die ebenfalls untersuchte *P. Zollingeri* war unverpilzt.

Calobryum und *Haplomitrium* andererseits verschieden. Bei dem auf moderndem Holz und Laub kriechenden *Treubia*-Stämmchen liegt die Infektionszone, wie GOEBEL (1891) ausführt, auf der Unterseite des Stämmchens, dicht über der dort eingesenkten seichten Mittelrinne, zu deren Seiten die Rhizoide entspringen. In dem aufrechten Teil des Stämmchens von *Calobryum* fehlt dagegen eine Mycorrhiza. Sie beschränkt sich hier auf die kurzen unbeblätterten Seitensprosse der Rhizome, die frei von Rhizoiden sind und daher der Mycorrhiza vielleicht in besonderem Maße bedürfen. LILIENFELD gibt an, daß sich die Verpilzung in allen Teilen dieser Rhizomästchen außer dem Vegetationspunkt ausbreitet. Bei dem von mir untersuchten Material, das ziemlich regelmäßig und reichlich infiziert war, war die Mycorrhiza dagegen ausschließlich in den oft fast quadratischen Zellen der äußersten Zellschicht lokalisiert, die langgestreckten Zellen des inneren Gewebes blieben immer pilzfrei.

Auffallender als das sehr dünne Pilzmycel selbst sind bei oberflächlicher Betrachtung in den Zellen Anhäufungen kugeliger Ballen, die mit Chlorzinkjod eine zarte Blaufärbung annehmen. GOEBEL, der für *Treubia insignis* die Mycorrhiza schildert, vermutet in ihnen Ausscheidungsprodukte der Pilzhyphen. Nach eigener Untersuchung desselben Objektes stellte ich fest, daß es sich einwandfrei um vesikelartige Bildungen handelt, die teils als interkalare Anschwellungen, meist aber an den Enden kurzer Verzweigungsäste entstehen (Abb. 13). Nach Quellung des Alkoholmaterials ließ sich an dünnen Handschnitten wie an den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Dauerpräparaten zeigen, daß neben den stark runzeligen, in Verdauung begriffenen Ballen intakte, dünnwandige Blasen vorhanden waren, in denen sich einige Male noch ein großer Öltropfen nachweisen ließ. Die Hyphen verlaufen zum Teil interzellular. In größeren Interzellularräumen kann eine ebenso reichliche Anhäufung von Vesikeln wie in den Zellen stattfinden, nur daß sie hier niemals verdaut werden (Abb. 14).

Für *Haplomitrium*, das in der Verpilzung seiner Rhizome durchaus mit *Calobryum* übereinstimmen soll, gibt LILIENFELD eine Beschreibung, die sich mit meinen Befunden bei *Calobryum* nicht deckt. Die dort beschriebenen und abgebildeten „Klumpen" dürften wohl den Vesikeln entsprechen, die auch bei *Calobryum* ebenso wie bei *Treubia* deutlich als solche erkennbar sind, wenn sie auch in dem von mir untersuchten Material fast durchweg in verdautem Zustand vorhanden waren. Die „hellen Zentren", die LILIENFELD beobachtete, rühren davon her, daß sich die kollabierende Blase zunächst an einer Seite eindellt, wie es auch die entsprechende Abb. 13 bei *Treubia* zeigt. Die Vesikel sind bei *Calobryum* im Gegensatz zu *Treubia* mit stark färbbarem, plasmatischem Inhalt erfüllt. Nur bei äußerst sorgfältiger Differenzierung

der gefärbten Präparate läßt sich zeigen, daß sie vielkernig sind, und daß das körnige Plasma von einer zarten Membran umschlossen ist.

Hyphendurchmesser und Vesikel sind bei *Calobryum* etwas größer als bei *Treubia*, wie die Tabelle 2 in durchschnittlichen Werten aus jeweils 10 Messungen zeigt.

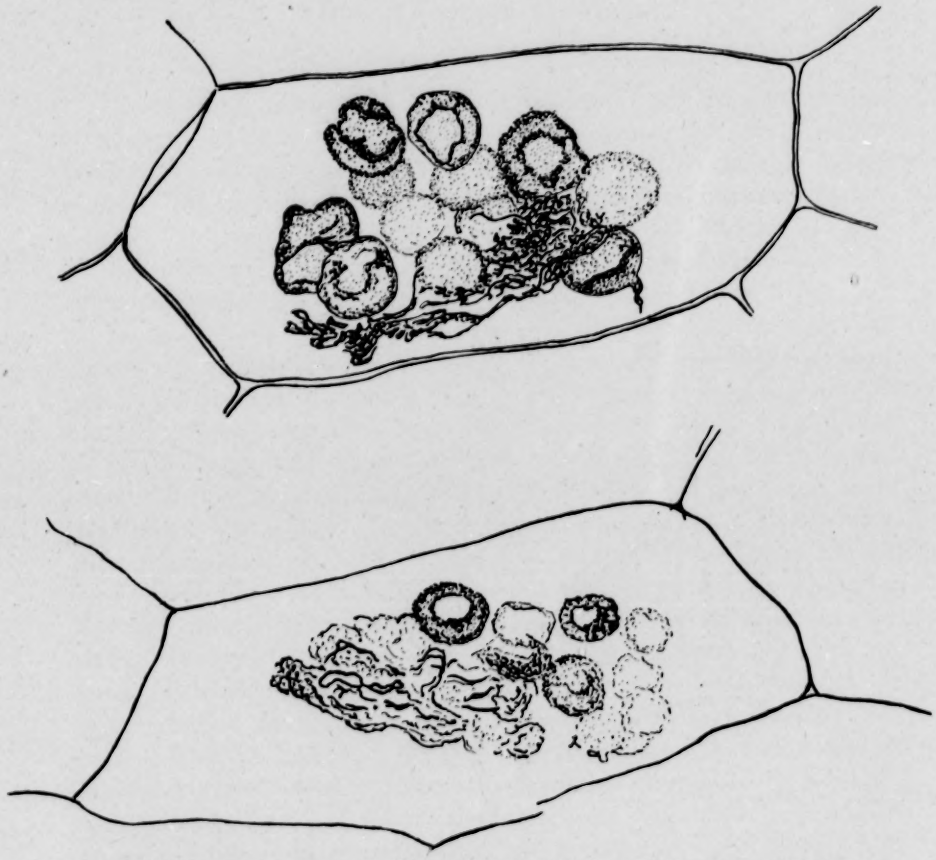


Abb. 13. *Treubia insignis*. Alkoholmaterial nach Quellung mit Kalilauge mit Hämatoxylin gefärbt. Fortschreitende Verdauung der Vesikel. Vergr. 1032×.

Arbuskelähnliche Verzweigungssysteme der an und für sich schon sehr feinen Hyphen konnten bei *Treubia* noch festgestellt werden. Sie

Tabelle 2.

	Hyphen-durchmesser μ	Intakte Vesikel μ	Verdaute Vesikelballen μ
Calobryum	1,5	18,8—19,9	9,5—10,5
Treubia	1	12,9—14,4	5—6

scheinen sich später in feingranulierte wolkige Massen aufzulösen, doch waren die Verhältnisse im einzelnen bei dem nicht mehr ganz intakten Alkoholmaterial nicht scharf zu verfolgen. Bei *Calobryum* kann von Arbuskeln als deutlich getrennten Organen nicht mehr gesprochen werden. Das Bestehen einer Verwandtschaft mit den

Abb. 14. *Treubia insignis.* Interzellularraum mit Vesikeln. Vergr. 1800×.

übrigen Formen läßt sich nur dadurch rechtfertigen, daß das gesamte Mycel, das noch zwischen den zahlreichen Vesikeln zu erkennen ist, ein sehr fein verzweigtes Netzwerk darstellt und daher im weitesten Sinne noch als arbuskel-ähnliches System bezeichnet werden kann. Hier scheint allmählich das gesamte Hyphenmaterial von der Verdauung ergriffen zu werden, denn intakte Hyphenteile waren auch in den jüngsten Zellen nur noch selten vorhanden.

Die Kerne der Moospflanzen erleiden Veränderungen, die besonders in stark infizierten Zellen von *Calobryum* nicht zu übersehen sind und auffallender sind als bei den übrigen Lebermoosmycorrhizen. Sie sind

oft bis auf das doppelte Volumen vergrößert und nehmen infolge der Pressung durch die dichten Hyphenballen manchmal hantelförmige oder amöboide Formen an, kehren jedoch später wieder zum normalen Zustand in Aussehen und Lage zurück.

3. Die tolypophage Mycorrhiza.

a) Die bei der Gattung Aneura auftretende Form.

Die Gattung *Aneura* gehört, was ihre Lebens- und Ernährungsweise anbelangt, zu den interessantesten Lebermoosen. Denis (1919) beschreibt eine saprophytisch im Dunkeln lebende Form von *Aneura pinguis*. Die fast farblosen Thalli fand er außerordentlich stark verpilzt. In jüngster Zeit berichtete Malmborgh (1933, 1934) von einem ähnlichen Fund. Er gibt den unter dichter Laubmoosdecke wachsenden, chlorophyllfreien Pflanzen den neuen Namen „*Cryptothallus mirabilis*".

Da in diesem Falle der Pilz mit großer Wahrscheinlichkeit als Vermittler der Kohlenhydrate anzusehen ist, der Symbiose also von vornherein schon eine bestimmte Bedeutung beigelegt werden kann, ist diese Mycorrhiza von ganz besonderem Interesse. Leider ist es bisher in Deutschland noch nicht gelungen, solche farblosen Thalli aufzufinden, doch sind auch die normalen grünen Aneuren fast immer mehr oder weniger stark infiziert und lohnen eine nähere Untersuchung. Ihre Mycorrhiza gehört durchweg dem tolypophagen Typus an und ähnelt, was das zytologische Bild sowie das Verhalten der isolierten Mycelien anbetrifft, weitgehend derjenigen der Orchideen. Wie bei diesen haben wir es bei den verschiedenen *Aneura*-Arten mit verschiedenen Mycelien zu tun. Die Mannigfaltigkeit ist sogar innerhalb ein und derselben Art je nach den verschiedenen Standorten eine sehr große. Auch am gleichen Standort, ja innerhalb ein und desselben Thallus können mehrere Pilze nebeneinander als echte Symbionten angetroffen werden. Immer handelt es sich um septierte Mycelien, manchmal auch um schnallentragende Hyphen.

Die Pilzhyphen dringen meist zu mehreren durch die Rhizoide ein und infizieren von hier aus direkt die nächsthöheren Zellagen, während die Epidermis nur geringe und unregelmäßige Verpilzung zeigt. Nicht selten können die Hyphen jedoch auch direkt in die unterste Zellschicht eindringen.

Bei den zarteren Formen, von denen ich *Aneura sinuata*, *Aneura multifida* und *Aneura palmata* untersuchte, fehlt eine Infektion oder sie ist spärlich und unregelmäßig, zeigt jedoch im übrigen dieselben Merkmale wie die im folgenden beschriebenen Aneuren. Bei den großen Formen wie *Aneura pinguis* und der tropischen *Aneura maxima* kann das Pilzmycel 6 und mehr Zellagen im mittleren Thallusteil besiedeln.

Im Extremfalle zieht sich die Verpilzung durch sämtliche Zellschichten mit Ausnahme der oberen und unteren Epidermis. Mit der Abnahme der Thallusdicke nach den Seiten bleibt auch die Infektion zurück, so daß wie bei allen thallosen Formen die Flügel meist ohne Mycorrhiza sind; die Abgrenzung ist jedoch entsprechend der weniger starken Differenzierung des Gewebes nicht so scharf wie bei den Marchantiaceen. Die Thallusspitze bleibt bis etwa $^1/_2$ cm vom Vegetationspunkt entfernt frei von Infektion.

Interessant ist die Feststellung MALMBORGHS, daß bei *Cryptothallus mirabilis* der Pilz durch den Sporogonstiel emporwächst und möglicherweise eine zyklische Symbiose hervorruft. Da außer gelegentlichem parasitischem Pilzbefall der Sporen (RIDLER 1922) bei Lebermoosen niemals etwas ähnliches beobachtet wurde und ich auch bei den grünen Aneuren nie eine Verpilzung des Sporogons finden konnte, wäre ein derartiger Befund wohl nur durch das Fehlen des Chlorophylls zu erklären, was die Pflanze in weitgehendstem Maße von ihren Symbionten abhängig macht.

Das septierte Mycel erfüllt in allen Fällen die Zellen in lockeren, netzartigen Knäueln, die je nach der Art der Hyphen sehr rasch oder auch langsamer als Ganzes der Verdauung anheimfallen. Greift man die extremen Fälle heraus, so sehen die Mycorrhizabilder trotz des gleichen Grundtypus recht verschieden aus. Verpilzungsformen, bei denen auch die jüngsten Thallusteile kaum hie und da noch wenige intakte Hyphen neben den völlig undifferenzierten Verdauungsmassen aufweisen, stehen andere gegenüber, bei denen auch in den älteren Verdauungszellen das unverdaute Hyphenmaterial noch stark in den Vordergrund tritt. Möglicherweise spielen hier Austauschvorgänge durch die zunächst noch lebenden Hyphen eine Rolle, daher auch die starke Abnahme der Färbbarkeit dieser Hyphen, wie sie in den ersten beiden der angeführten Einzelfälle besonders deutlich zum Ausdruck kommt.

Die Kerne der Wirtszellen erleiden eine geringe Volumzunahme. Die Zahl der Plastiden erscheint in den Endzuständen der Verdauung geringer als in den unverpilzten Zellen.

Da die Aneuren zum Teil außerordentlich zart sind und eine längere Chlorkalkbehandlung, die die Gewähr für eine Sterilisierung der Oberfläche gibt, nicht ertragen, bedurfte es bei der Isolierung der Pilze äußerster Vorsicht. Wo irgend möglich, wurden zur endgültigen Reinkultur nur solche Hyphenstücke abgeimpft, deren Zusammenhang mit den in der Pflanzenzelle befindlichen oder bei der Übertragung in die Agarschicht herausgerissenen Knäueln deutlich ersichtlich war. Abb. 15 zeigt z. B. einen Fall, bei dem das neuauswachsende Mycel direkt durch Durchwachsung der alten Hyphe regenerierte. Derartige

Beobachtungen gelingen natürlich nur bei sehr dünnen Schnitten. Eine weitere Sicherheit gibt die Feststellung der genauen morphologischen Übereinstimmung des isolierten Pilzes mit dem in der Pflanze festgestellten Mycel. Ich gebe daher im folgenden vor der Beschreibung der isolierten Pilze eine Charakterisierung der Hyphen innerhalb des Thallusgewebes. Die verschiedenen Exemplare von *Aneura pinguis*

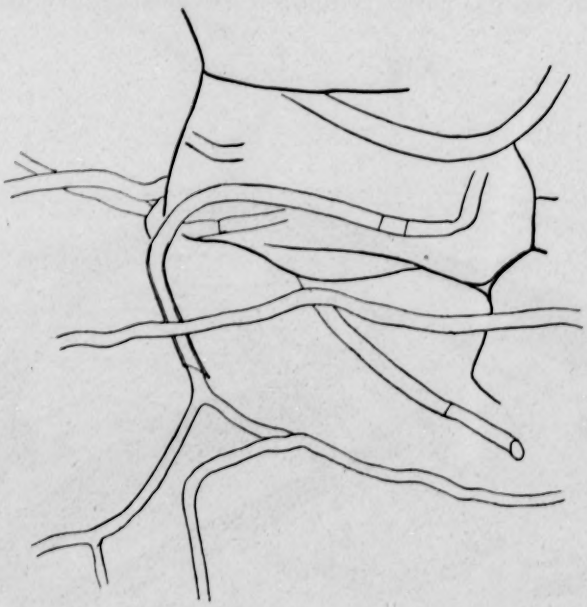


Abb. 15. *Rhizoctonia aneurae pinguis* A. Auswachsen von Hyphen aus einem Gewebeschnitt. Das auswachsende Mycel rekonstruiert sich aus alten Hyphenteilen. Vergr. 630×.

habe ich zur Unterscheidung jeweils mit dem Namen des Standortes, an dem sie gefunden wurden, bezeichnet.

Aneura maxima (Java, Gunong Gedeh, 1700 m, leg. BURGEFF).

Fundort: Tjibeureum, auf modernden Baumstämmen.

Diese große und üppige tropische Lebermoosart, die mir leider nur in Form von Alkoholmaterial zur Verfügung stand und die nach SCHIFFNER (Flora von Buitenzorg) bis zu 16 cm lang und 2 cm breit werden kann, bietet interessante Vergleiche mit den einheimischen Arten. Sie enthält in den unteren Zellschichten Hyphenknäuel eines gleichmäßig etwa 3,5—4 μ dicken, septierten Mycels, das sich mit Hämatoxylin ungewöhnlich stark färbt (Abb. 16). Nur einzelne Hyphenteile heben sich jedoch in den pflanzlichen Zellen durch diese starke Gesamtfärbung charakteristisch heraus, die Mehrzahl der Hyphen findet man in allen Abstufungen der Färbung bis zur leeren kollabierten

Hyphenmembran ohne jegliche Inhaltsdifferenzierungen. Eine eigenartige, gleichmäßige Fleckung der Hyphen gibt der Mycorrhiza ein besonderes Gepräge (Abb. 17). Sie scheint von schollenartigen Abscheidungen zwischen Plasmaschlauch und Hyphenmembran herzurühren, deren genauere stoffliche Natur ich aus Mangel an lebendem Untersuchungsmaterial bisher noch nicht feststellen konnte. Da sie nicht wie das übrige gesamte Hyphenmaterial verdaut werden,

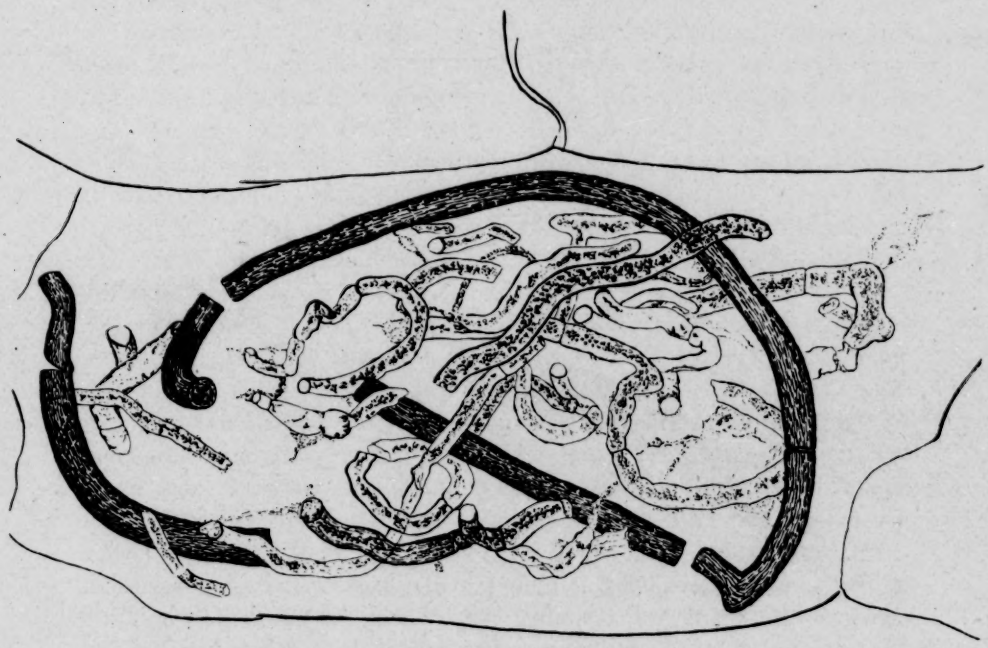


Abb. 16. *Aneura maxima*, tolypophage Mycorrhiza. Vergr. 1032×.

heben sie sich besonders in den Endstadien als dunkelgefärbte, uhrglasförmig gewölbte Restkörper deutlich hervor und kennzeichnen in ihrer Lage manchmal noch den Verlauf von Hyphen, deren Umrisse nicht mehr zu erkennen sind. Ob sie, wie etwa die von BURGEFF (1938) bei *Lycopodium complanatum* erwähnten Bildungen, die jedoch im Gegensatz zu den hier beschriebenen der Hyphe außen aufsitzen und Cellulosereaktion geben, in Zusammenhang mit den Austauschvorgängen zwischen Pilz und Mooszelle zu bringen sind, muß am lebenden Material nachuntersucht werden.

Eine auffallende Erscheinung, die ich auch bei einheimischen Pflanzen von *Aneura pinguis* wiederfand, ist die eines dichten, pseudoparenchymatischen Hyphengeflechtes, das sich der Unterseite des Thallus dicht anlegt und sich außer den in den Thallus eindringenden Mycorrhizapilzen in der Hauptsache aus den Hyphen eines dickeren

schnallentragenden Mycels zusammensetzt, das jedoch keine mycorrhizaähnlichen Erscheinungen in den Pflanzenzellen hervorruft.

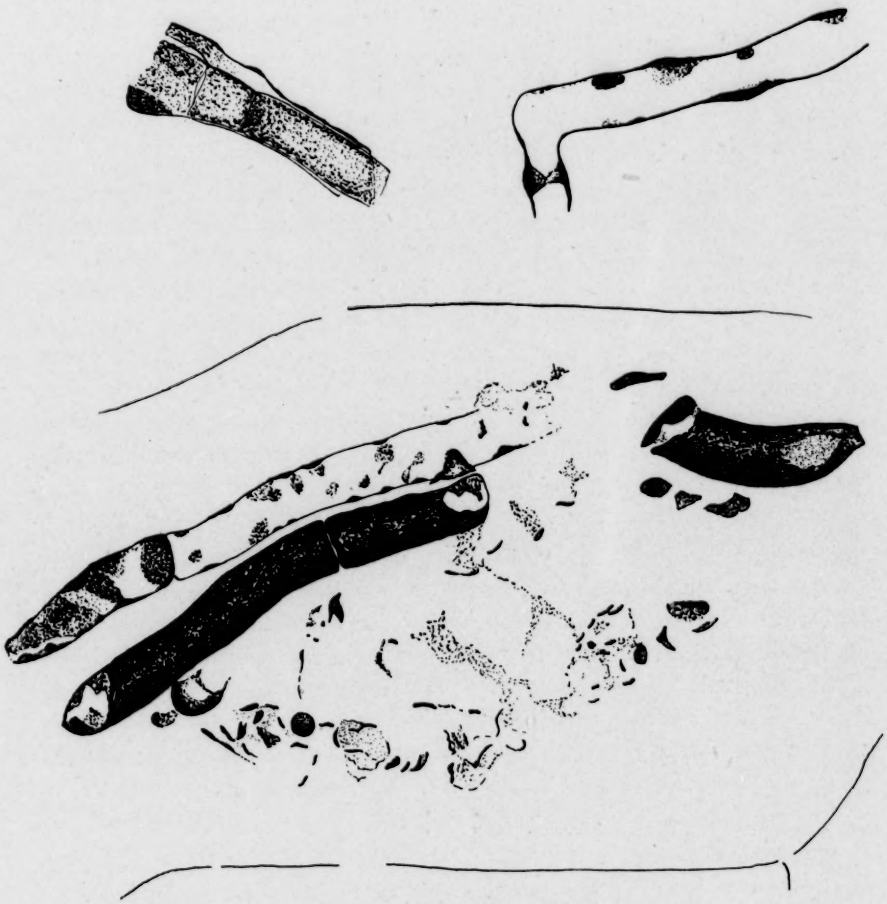


Abb. 17. *Aneura maxima*, Hyphen in verschiedenen Verdauungsstadien nach Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. 1380×.

b) Pilzisolierungen bei Aneura und Synthesen.

Aneura pinguis Badenweiler.

Fundort: Badenweiler (südlicher Schwarzwald) auf Moorboden zwischen *Sphagnum* wachsend.

Isoliertes Mycel: *Rhizoctonia aneurae pinguis* A, wahrscheinlich der Gruppe *Rhizoctonia asclerotica* (BURGEFF) angehörend, jedoch auf saurem Boden.

In Hyphendicke, Septierung und Färbbarkeit des Mycels dem vorigen ähnlich; auch hier nur wenige große, wenig verzweigte Hyphenschlingen in einer Zelle, daher das Bild der ganzen Mycorrhiza ziemlich aufgelockert. Hyphenplasma fein granuliert, in den Vorstadien der

Verdauung Glycogen anreichernd. Lebendes Hyphenmaterial in allen Teilen der Pflanze vorhanden, Verdauungsknäuel in lockeren, langgestreckten, undifferenzierten Massen, die sich mit Jodjodkalium braun färben. Die ersten Anzeichen der Verdauung machen sich auch hier in einer Abnahme der färbbaren Hyphenbestandteile bemerkbar. Die sehr zarten Konturen der Hyphen bleiben wie im Falle der *Aneura maxima* lange erhalten und verquellen erst im letzten Stadium zu einer wolkigen, undifferenzierten Masse.

Auf Of-Boden[1] Isolierung eines regelmäßig septierten, 5 μ dicken *Rhizoctonia*-Mycels, dessen stellenweise röhrenartig gerade, verhältnismäßig dickwandige und wenig verzweigte Haupthyphen charakteristisch und deutlich identisch mit den in die Pflanze eindringenden Mycelien sind. Auf Malzboden (3% Malz) wird, von der Impfstelle ausgehend, ein weißer Flaum von Luftmycel gebildet, der langsam nach dem Rande zu fortschreitet. Nach 5 Wochen war der in einer Petrischale (Durchmesser 9 cm) ausgegossene Malz- oder Of-Agar völlig überwachsen: Die Hyphen kriechen an Schalenrand und Deckel empor unter reichlicher und oft gehäufter Monilienbildung, die auch im Inneren des Substrates stattfindet. Hyphendicke 5—6 μ, Breitendurchmesser der Monilien 12—13 μ, Länge 19—20 μ.

Synthese wurde in etwa 2 Monaten erreicht auf Regenwasseragar und einem von BURGEFF für die Anzucht der Orchideenpilze erprobten Material, bestehend aus feingemahlenen *Polypodium*-Wurzeln, zur Lockerung mit feingeschnittenem Stroh untermischt. Gerade dieses letztere Substrat wird von dem Pilz besonders rasch und dicht durchwachsen, am besten bei einem p_H-Wert von etwa 6, der durch eine Zugabe von gelöschtem Kalk eingestellt werden kann.

Aneura pinguis Blaser I.

Fundort: Gipfelregion des Blaser im Stubaital (etwa 2200 m) auf Kalk. Isoliertes Mycel: *Mycelium aneurae pinguis* B, nicht monilienbildend.

Etwa 5 Zellschichten des Thallus dicht mit spärlich septiertem, 2,5—3,5 μ dickem, plasmareichem Mycel angefüllt. Die Hyphen fallen frühzeitig der Verdauung anheim. In den mit Verdauungsknäueln erfüllten Zellen konnte ich nie eine zweite Infektion feststellen, so daß ein Materialgewinn immer nur den wachsenden jungen Thallusteilen zukommen kann, die noch unverdaute Hyphen beherbergen.

Die Reinkulturen des Pilzes auf Agarböden sind makroskopisch gesehen schon sehr charakteristisch durch die starke Betonung der Haupthyphen, denen die Seitenhyphen in außerordentlich reicher, bäumchenartiger Verzweigung ansitzen, so daß die Kultur auf manchen Substraten (z. B. COONS Ersatz-Agar) ein stark flockiges Aus-

[1] Siehe Anhang: Nährböden.

sehen erhält (Abb. 18). Luftmycel wurde niemals gebildet, die Oberfläche bleibt feucht und glänzend.

Durchmesser der Kultur (3% Malz) nach 5 Wochen 4 cm, Hyphen zum Teil dick und unregelmäßig angeschwollen, jedoch nicht monilienbildend.

Aneura pinguis Blaser II.

Fundort: Im selben Gebiet gesammelt wie die im vorhergehenden beschriebenen Pflanzen, jedoch auf halber Höhe des Blaser auf einem Waldweg bei Maria Waldrast (1641 m).

Isoliertes Mycel: *Mycelium aneurae pinguis* C, nicht monilienbildend.

Verpilzung der vorigen außerordentlich ähnlich. Auch die isolierten Mycelien gleichen sich in der Art ihres Wuchses, doch treten auf verschiedenen Kultursubstraten deutliche Unterschiede auf. Auf Malzboden (Abb. 19) hat die Kultur nach 5 Wochen einen Durchmesser von etwa 4,5 cm erreicht und weist eine graubräunliche Färbung mit leichtem Stich ins Violette auf. Die Hyphenspitzen sind oft unregelmäßig keulig angeschwollen. Auf Coons Ersatz-Agar ist das

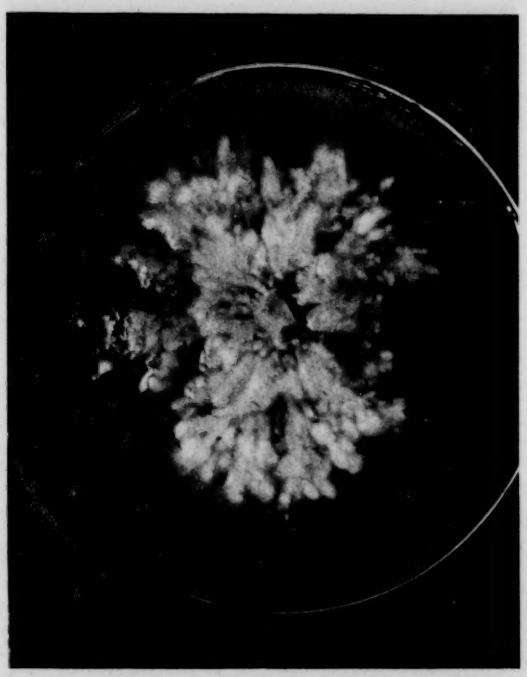


Abb. 18. *Mycelium aneurae pinguis* B auf Coons Ersatz + Aneurin, Kultur 3 Monate alt. Phot.

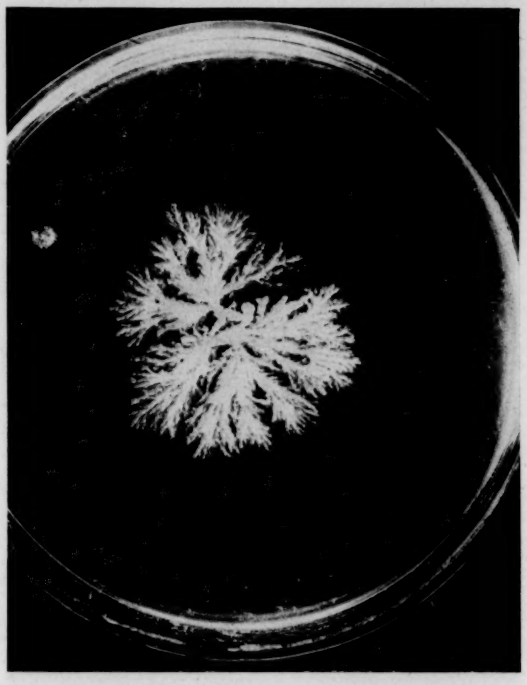


Abb. 19. *Mycelium aneurae pinguis* C auf 3%igem Malzboden, Kultur $2^1/_2$ Monate alt. Phot.

Aussehen der Kultur im Gegensatz zu der vorhergehenden wenig charakteristisch. Die Hyphen durchwachsen das Substrat rasch und wenig verzweigt mit makroskopisch kaum sichtbarem Mycel.

Aneura pinguis Trins.

Fundort: Gschnitztal (Stubaier Alpen) etwa 1200 m, moorige Talwiese.

Isoliertes Mycel: *Mycelium aneurae pinguis* D, nicht monilienbildend.

Im lebenden Pflanzenmaterial des natürlichen Standortes sind 2—3 Zellschichten mit 2,5—3 μ dicken, regelmäßig in kurzen Abständen septierten Hyphen erfüllt. Im Verdauungsstadium zeigten sich die Hyphen häufig von kleinen Granula umgeben, während ihre Konturen kaum mehr zu unterscheiden waren. Die gelblichen, kugelig geballten Verdauungsklumpen fallen durch besonders starke Lichtbrechung auf.

Mehrfache Isolierung ergab ein sehr dichtes, gelblich weißes, langsamwüchsiges Mycel, das nach 5 Wochen auf Malzboden eine Kultur von etwa 3 cm Durchmesser gebildet hatte. Vom Zentrum ausgehend, bildet sich ein charakteristisches weißes Luftmycel aus, dessen Hyphen oft pinselförmig in die Luft stehen (Abb. 20).

Aneura pinguis Hochschwab.

Fundort: Nasse Kalkwand im Gebiet des Hochschwab.

Isoliertes Mycel: *Rhizoctonia aneurae pinguis* E, wahrscheinlich der *Rhizoctonia repens*-Gruppe (BURGEFF) angehörend.

Dicke der wenig charakteristischen Langhyphen etwa 2,5 μ. In Kultur fällt auf sämtlichen Substraten die Umbildung der seitlichen Kurzhyphen in glycogenspeichernde Monilienketten auf, deren kugelige Endglieder einen Durchmesser von 28—30 μ erreichen können. Die Monilienbildung tritt gleichmäßig über die ganze Kultur verstreut in dichten Haufen in und unter der Agarschicht auf.

Aneura pinguis Grettstadt.

Fundort: Grettstadter Moor bei Schweinfurt; mit *Pellia Fabbroniana* zusammen auf den aus dem Wasser ragenden, zeitweise überschwemmten Grasbülten.

Isoliertes Mycel: *Mycelium aneurae pinguis* F, Schnallenmycel.

Während *Pellia*, wie immer, den phycomycetoiden Typus enthält, sind bei *Aneura* die Zellen von zarten Hyphennetzen eines 1,5—2 μ dicken, septierten Mycels erfüllt, das eine regelmäßige Schnallenbildung aufweist. Das isolierte Mycel zeichnet sich auf Stärke- und Malzagar durch keulenförmig angeschwollene, gegliederte, stark glykogenspeichernde Kurzhyphen aus, die zu schneckenartiger Einrollung neigen (Abb. 21). In älteren Kulturen treten feste, gelblich weiße Sklerotien von mehreren Millimetern Durchmesser auf, die aus dick angeschwollenen Moniliengliedern zusammengesetzt sind (Länge der Glieder 24—25 μ, Breite 6—7 μ).

Auf Coons Ersatz mit Aneurinzusatz (4 γ auf 100 cm^3) entstanden nach einer Kulturdauer von etwa $1^1/_2$ Monaten unter der Agarschicht am Boden der Petrischale eigenartige braungefärbte, pinselförmige Bildungen (Abb. 22 bis 24), die durch rasch aufeinanderfolgende dichotome Teilungen der sehr kurz gegliederten Zweige zustande kommen. Im Verlauf eines weiteren Monats traten keine Veränderungen im Aussehen dieser Gebilde ein, so daß mir ihre Bedeutung unklar blieb (Hymenium ?). Leider gelang es mir in weiteren Versuchen mit demselben Nährsubstrat niemals wieder, diese Entwicklungszustände zu erhalten.

Bei Syntheseversuchen auf den verschiedensten Nährsubstraten dringt der Pilz zwar in die Rhizoide, jedoch nicht in die Thalluszellen ein.

Aneura pinguis 2 und 3, Franz-Sennhütte.

Fundort: Gletschervorfeld des Alpeiner Ferners (etwa 2200 m), Stubaier Alpen.

Isoliertes Mycel 1: *Rhizoctonia aneurae pinguis* G. Besonders raschwüchsiges Mycel mit reicher Monilienbildung.

Abb. 20. *Mycelium aneurae pinguis* D auf Coons Ersatz + Aneurin, 3 Monate alt. Phot.

Abb. 21. *Mycelium aneurae pinguis* F auf 3%igem Malzagar. Phot.

Mycel 2: *Rhizoctonia aneurae pinguis* H., sehr dünnhyphig, wahrscheinlich der Gruppe *Rhizoctonia subtilis* (BURGEFF) angehörend.

Schon die bisherigen Untersuchungen zeigten, daß den Aneuren, was die Wahl ihres Pilzsymbionten anbelangt, keine allzu engen Grenzen gesetzt sind, denn alle bis dahin untersuchten Lokale wiesen

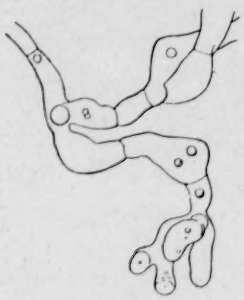


Abb. 22.

Abb. 24.

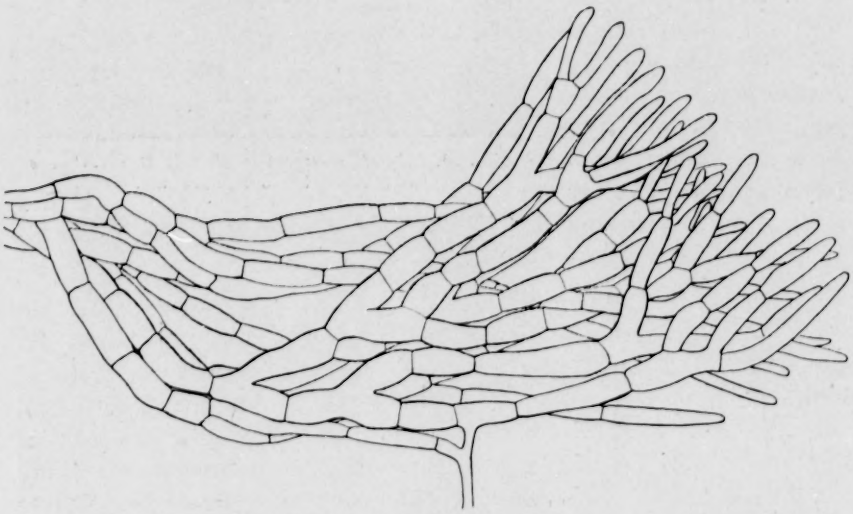


Abb. 23.

Abb. 22–24. *Mycelium anaurae pinguis* F. Verschiedene Stadien der pinselähnlichen Bildungen (Hymenien ?) auf COONS Ersatzboden mit Aneurinzusatz. Vergr. 500, 375, 200×.

verschiedene, wenn auch wahrscheinlich verwandtschaftlich einander nahestehende Mycorrhizapilze auf. Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß an ein und demselben Standort, ja in ein und derselben Pflanze verschiedene Pilzmycelien nebeneinander als Mycorrhizabildner auftreten können, wie es bei einem von mir untersuchten Alpenstandort besonders deutlich der Fall war. Auf einem Gletschervorfeld des Alpeiner Ferners in den Stubaier Alpen wurden in einer Höhe von etwa 2200 m nicht weit voneinander entfernt 5 Ausstiche mit Aneurapflanzen gemacht und auf Mycorrhiza untersucht. Zwei

davon zeigten in den unteren Zellschichten lockere Pilzknäuel, die später in kleine, festgeballte Verdauungsmassen übergingen. Die Dicke der Hyphen betrug 2—2,5 μ. Sie waren in größeren Abständen septiert und zeigten eine fast rechtwinklige Verzweigung. Im großen ganzen ähnelten sie den beiden vom Blaser und von Trins beschriebenen Formen. Pflanzen des dritten Ausstichs enthielten ein von den vorhergehenden völlig verschiedenes, außerordentlich zartes (kaum 1 μ dickes) Mycel. Daß das feine und das gröbere Mycel auch nebeneinander vorkommen können, zeigte die nächste Probe. Der fünfte Ausstich endlich überraschte durch ein drittes Mycel, das sich durch etwa 2,5 μ dicke, schnallentragende Hyphen ebenfalls von den vorhergehenden unterschied.

Isoliert wurden nur das dünne Mycel des dritten, sowie das des zweiten Ausstichs. Ersteres wächst langsam und bildete auf 3%igem Malzagar nach 4 Wochen eine Kultur von erst 2,5 cm Durchmesser, während letzteres das raschwüchsigste aller bisher isolierten Mycelien darstellt. Es hatte in derselben Zeit eine Petrischale von 9 cm Durchmesser vollständig überwachsen. Auf Malz- und Of-Boden tritt reichliche Monilienbildung auf, die auf letzterem schon makroskopisch als feine weiße Flockung im Inneren des Substrates zu beobachten ist, während auf Malzboden ein feiner Filz aus Lufthyphen gebildet wird. Die reichverzweigten Kurzhyphen schwellen bei der Monilienbildung zu 13—15 μ dicken und 19—22 μ langen, nach unten meist flaschenförmig oder keulig verschmälerten Gliedern an.

Auch bei dem ersteren Mycel, das zwar sehr dünnhyphig, aber reich verzweigt ist und daher bei langsamem Längenwachstum das Substrat sehr dicht überzieht, tritt in älteren Kulturen eine starke Monilienbildung ein. Diese, sowie der dichte Mycelüberzug bewirken, daß die Substratoberfläche von einer gleichmäßigen, rahmartig-glänzenden Haut überzogen erscheint, die auch mikroskopisch kaum mehr Einzelheiten erkennen läßt (Abb. 25). Am Rande der Kultur sind sie deutlicher zu verfolgen. Die 1,5—2 μ dicken Hyphen schwellen in ihren Seitenverzweigungen zu regelmäßig über die ganze Oberfläche verteilten Monilienketten an, deren Glieder in Größe und Form sehr wechselnd sind; bald sind sie fast kugelig (5—6 μ), bald länglich (Länge 8 μ, Breite 4 μ) und nur undeutlich gegliedert. Häufig zeigen die Monilienketten wie auch die vegetativen Hyphen zickzackartig geschlängelte Wuchsform.

Synthese. Mit dem zuletzt beschriebenen Mycel gelang es, auf sterilisierten *Polypodium*-Wurzeln ohne irgendwelche Zusätze die Synthese herzustellen. Nach 5 Monaten war die Infektion eine stärkere als es am natürlichen Standort der Fall war. Das Mycel wurde aus

einer dieser Pflanzen ein zweites Mal isoliert und damit die Kontrolle für die Richtigkeit der Synthese gegeben.

Da mir die Synthesen erst gegen Abschluß meiner Arbeit gelangen, ist es bisher nicht möglich, über die Bedeutung der Aneurenmycorrhiza irgendwelche Aussagen zu machen. Es scheint jedoch nach den bisherigen Versuchen, als ob sich die infizierten Pflanzen rascher und besser entwickelten als die mycorrhizafreien.

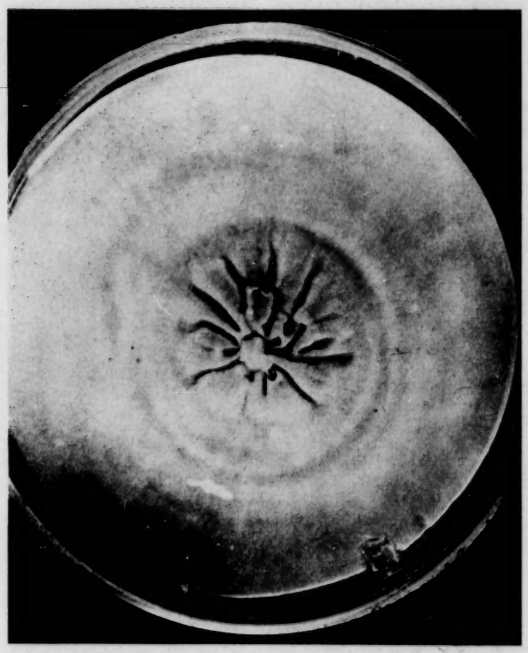


Abb. 25. *Rhizoctonia aneurae pinguis* H auf COONS Ersatz + Aneurin, 3 Monate alt. Phot.

Die Mehrzahl der isolierten Mycelien gehört mit großer Wahrscheinlichkeit der Gattung *Rhizoctonia* an, die auch für die tolypophage Mycorrhiza der Orchideen mit einer Reihe verschiedener Arten als Symbiosebildner bekannt ist. Die vegetativen Mycelien sind sehr charakteristisch durch die mehr oder weniger ausgeprägte Gliederung in rasch und wenig verzweigt das Substrat durchwachsende Langhyphen und stark verzweigte Kurzhyphen, die hauptsächlich die Speicherfunktion übernehmen. Bei den meisten Arten schwellen sie zu keuligen oder kettenartigen Monilien an, in denen sich Glykogen, seltener Öl in besonders großer Menge nachweisen läßt. Bei den Orchideen findet man die Monilienhaufen oft zu sklerotienartig festen Verbänden zusammengeschlossen, außerdem sind sie schon makroskopisch häufig durch charakteristische Färbung gekennzeichnet. Bei den *Aneura*-Mycelien handelt es sich fast durchweg um farblose Mycelien und Monilien. Eine Ausbildung von Sklerotien wurde nur bei *Mycelium aneurae pinguis* F (Grettstadt) beobachtet, das außerdem durch seine schnallentragenden Hyphen gekennzeichnet ist. Eine einwandfreie Identifizierung mit einem schon bekannten Mycel war nur bei *Rhizoctonia aneurae pinguis* A (Badenweiler) möglich. Es stimmt nach Abbildungen und Beschreibungen mit *Rhizoctonia asclerotica* (BURGEFF) überein.

Nicht ganz sicher erscheint die Zugehörigkeit von *Rhizoctonia aneurae pinguis* E (Hochschwab) zur *Rhizoctonia repens*-Gruppe, da die Monilien wesentlich größer sind als die dort beschriebenen. Sie werden auch auf höher konzentrierten Stärkeböden ausgebildet. *Rhizoctonia aneurae pinguis* H (Franz-Sennhütte) ähnelt den als *Rhizoctonia subtilis* beschriebenen Formen. Wie dieses bereitet es wegen seines langsamen Wachstums bei der Isolierung einige Schwierigkeiten.

Die Mycelien *Aneurae pinguis* B, C, D sind nicht sicher in die *Rhizoctonia*-Gruppe einzureihen, doch spricht auch hier schon die Art des vegetativen Wachstums des Mycels für eine Zugehörigkeit zu dieser Gattung.

c) Die Mycorrhiza von Lophozia excisa.

Ein einziger Vertreter der foliosen Jungermanniaceen, die im folgenden Kapitel behandelt werden sollen und sehr einheitlich verpilzt sind, fällt vollkommen aus der Reihe der übrigen heraus und muß wegen seiner Ähnlichkeit mit der tolypophagen Mycorrhiza anschließend an die Verpilzung der Aneuren behandelt werden.

Das fleischige Stämmchen von *Lophozia excisa*, die ich in verschiedenen Exemplaren aus dem Gebirge wie aus der Ebene untersuchte, wies meist etwa 5—7 verpilzte Zellschichten auf. Die Mycorrhiza kann jedoch an einzelnen Stellen auch weiter vordringen, wobei sie fast den ganzen Stämmchendurchmesser, ja sogar wenige Zellen der Blattbasis erreichen kann. Es scheint, als ob die Hyphen hie und da auch direkt in die Zellen, sowohl der Unter- als auch manchmal der Oberseite eindringen können. Normalerweise erfolgt die Infektion jedoch durch die Rhizoide. In der Rhizoidbasis bilden die 1—1,5 μ dicken Hyphen einige lockere Schlingen oder dringen nach reicherer Verzweigung direkt in die Nachbarzellen ein, in denen sie zu kettenförmig gedrungenen Gliedern auf etwa ihren doppelten Durchmesser anschwellen (Abb. 26).

In den einzelnen Gliedern kann eine deutliche Glycogenanreicherung beobachtet werden.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung werden die zunächst lockeren Hyphenknäuel fester zusammengeballt, wobei die Einzelhyphen ihre Inhaltsstoffe mehr und mehr verlieren. Die Umrisse werden so zart, daß sie im einzelnen nicht mehr zu erkennen sind. Der während des Verdauungsprozesses zwischen der Hyphenmasse liegende Kern zeigt schwache Hypertrophieerscheinungen, gewinnt jedoch zu Ende des Prozesses seine normale Größe und Lage zurück.

Sehr auffallend ist in älteren Pflanzenteilen oft eine feste Umhüllung der Verdauungsballen durch eine bräunlich-gelbe Substanz, die ich

zunächst, analog der Orchideenmycorrhiza, für eine Celluloseauflagerung hielt, die jedoch weder mit Chlorzinkjod noch mit Jodschwefelsäure eine positive Reaktion ergab. Es handelt sich um einen Stoff, der in diesen Teilen auch die Zellwände und die plasmatischen Bestandteile unverpilzter Zellen imprägniert. In mit Tannin-Eisen gefärbten Schnitten heben sich diese Zellen durch ihre gelbe Färbung heraus. Gerbstoffe konnten nicht nachgewiesen werden, und mit dem von CZAPEK (1899) für viele Moose angegebenen Sphagnol scheint die Substanz nicht identisch zu sein, da mit MILLONschem Reagens nur eine schwache rötlich-braune Färbung, niemals aber das intensive Kirschrot auftritt. Entscheidend für den ganzen Vorgang ist erstens, daß auch mycorrhizafreie Zellen erfaßt werden können, zweitens, daß die Zellen nicht wie bei den Orchideen am Leben bleiben. Da sowohl Plasma wie Kern in diese feste Umhüllung eingeschlossen sind, können die Zellen nicht mehr als normal funktionierende angesehen werden. Nur in den frühesten Stadien konnte ich ein paarmal noch einen braunen undifferenzierten Kernrest feststellen, später war er nicht mehr nachzuweisen.

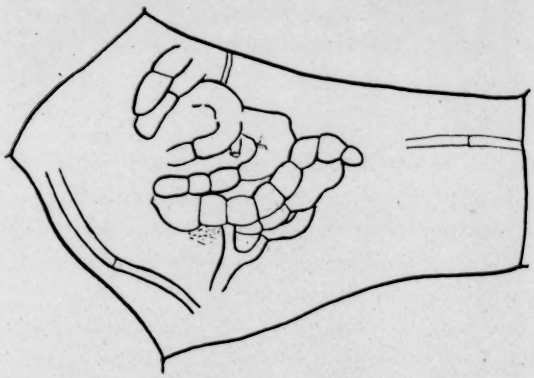


Abb. 26. Tolypophage Mycorrhiza bei *Lophozia excisa*. Vergr. 1400×.

Eine Isolierung des Pilzes ist mir bisher nicht geglückt. Aus Mangel an Material konnte sie noch nicht wiederholt werden.

4. Die haplohaustoriale[1] Mycorrhiza der acrogynen Jungermanniaceen.

Ebenso wie bei den im vorhergehenden geschilderten thallosen Moosen ist auch die Verpilzung der foliosen Jungermanniaceen keine zufällige Erscheinung, sondern sie beschränkt sich deutlich und mit großer Regelmäßigkeit auf bestimmte Arten, die sich in charakteristischer Weise mit dem Eindringen des Pilzes auseinandersetzen.

Zunächst lag mir hauptsächlich an einem zytologischen Vergleich gegenüber der Mycorrhiza der thallosen Formen. Scheidet man den Fall von *Lophozia excisa* aus, so zeigen alle foliosen Jungermanniaceen, was das Verhalten der Hyphen beim Eindringen in die Stämmchenzellen anbelangt, sehr ähnliche Erscheinungen. Genauere Unter-

[1] ἁπλοῦς = einfach.

suchungen lagen bisher hauptsächlich für *Calypogeia trichomanis* vor, ein zartes Lebermoos, das in feuchten Waldgräben nicht selten anzutreffen ist. Nemec (1899, 1904) fand bei diesem Moos an verschiedenen Standorten dreierlei etwas verschiedene Mycorrhizaformen, die sich aber alle einem Grundtypus unterordnen lassen, dessen gemeinsames Merkmal unverzweigte, querwandlose, in die Zellen entsandte Haustorien sind.

Nemec schildert in seiner ersten Abhandlung die Mycorrhiza etwa folgendermaßen: Die Pilzhyphen dringen durch die Rhizoiden bis zur Rhizoidbasis vor, in der sie sich unter enger Septierung und kettenartiger Anschwellung den Wänden der oberen Nachbarzellen anlegen. Durch Häufung der Glieder entsteht ein dichtes, pseudoparenchymatisches Geflecht, das schließlich die ganze Rhizoideninitiale erfüllen kann. Die der Wand angedrückten Glieder entsenden kurze, dünne, unverzweigte Haustorien in großer Zahl in die Nachbarzelle, so daß die Zellwände in der Aufsicht siebartig durchlöchert erscheinen. Der Zellkern samt dem ihn umgebenden Plasma rückt auf die eindringenden Haustorien zu; findet eine Infektion von verschiedenen Seiten her statt, so bleibt er in der Mitte zwischen diesen liegen. An den Fortsätzen selbst tritt keine weitere Veränderung auf.

Später fand Nemec an einem zweiten Standort eine ganz ähnliche Verpilzung, bei der jedoch die mittleren Teile des pseudoparenchymatischen Geflechtes meist mehr oder weniger stark degeneriert waren. Ich selbst habe bei den von mir untersuchten Moosen nie ähnliches beobachtet. Ich halte es für ziemlich unwahrscheinlich, daß in den Rhizoidzellen eine aktive Hyphenverdauung der Pilze stattfinden soll, wie Nemec vermutet. Möglicherweise handelt es sich hier um Degenerationsstadien der Hyphen, die einfach durch die allzu dichte Häufung des Pilzmaterials in der Rhizoidbasis zu erklären sind.

Ein dritter Fall, den Nemec beschreibt, ist folgender: Die Hyphen schwellen in der Rhizoidbasis nur schwach und unregelmäßig an ohne Ausbildung eines so charakteristischen pseudoparenchymatischen Geflechtes wie in den vorhergehenden Fällen. Die eindringenden Haustorien wachsen länger aus, so daß sie ein lockeres Geflecht in den Zellen bilden können. Bis auf wenige dickwandigere Haustorien degenerieren sie zu einer körnig undifferenzierten Masse, so daß hier ohne Zweifel von einem Verdauungsvorgang gesprochen werden kann.

Ich selbst habe alle möglichen acrogynen Arten untersucht und fand den von Nemec als ersten und als dritten Fall beschriebenen Typus in etwa gleicher Häufigkeit vertreten. Starkes pseudoparenchymatisches Geflecht mit kurzen Haustorien und ohne jegliche Andeutung einer Verdauung konnte ich außer bei *Calypogeia* bei *Lophozia*

lycopodioides (Abb. 27), *Lophozia ventricosa*, *Haplozia sphaerocarpa* und bei *Diplophyllum albicans* feststellen. Während sich die Bildung des pseudoparenchymatischen Geflechtes im allgemeinen streng auf die Rhizoidbasis beschränkt, fand ich sie bei *Diplophyllum albicans* auch in höheren Zellagen und zwar ausschließlich in vereinzelten Zellen, die sich von den anderen durch stärkere Verdickung ihrer Wände und Imprägnierung durch eine gelblich braune Substanz auszeichneten. Von hier aus werden in alle umliegenden Zellen Fortsätze getrieben.

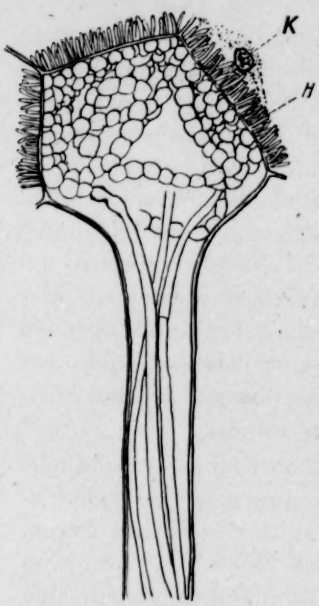


Abb. 27. Haplohaustoriale Mycorrhiza bei *Lophozia lycopodioides*. *H* Haustorien. *K* Kern der Wirtszelle. Vergr. 1400×.

Bei *Mylia Taylori*, *Gymnomitrium concinnatum* und *Anthelia Juratzkiana* beobachtete ich entsprechend der dritten von NEMEC beschriebenen Modifikation weniger aber längere Haustorien, die jedoch im Gegensatz zu den NEMECschen Beobachtungen nur zu einem geringen Teil der Verdauung anheimfielen.

Die Isolierung des Pilzes aus den Rhizoiden ergab bei *Diplophyllum albicans* und bei *Blepharostoma spec.* dunkelgefärbte, langsamwüchsige Mycelien.

Die von GARJEANNE (1903) beschriebenen Fälle, bei denen Hyphenknäuel in den Zellen auftreten, die den Zellinhalt völlig desorganisieren und zerstören, dürften wohl auf einem parasitischen Pilzbefall beruhen, der besonders in älteren Teilen bei den Lebermoosen nicht allzu selten ist.

Viele Lebermoose wie *Calypogeia trichomanis*, *Mylia anomala* und *Blepharostoma*-Arten zeichnen sich durch angeschwollene Rhizoidenden aus, in denen sich das Mycel knäuelförmig anhäuft. Besonders interessant ist in dieser Hinsicht *Microlepidozia setacea*, bei der das Mycel vollkommen auf die kugelig angeschwollenen Rhizoidenden beschränkt ist und niemals zu der Rhizoidbasis vordringt. MÜLLER (RABENHORSTs Kryptogamenflora, Lebermoose II, S. 290) konnte den Pilz isolieren und stellte einen geringen Stickstoffzuwachs in der Reinkultur des Pilzes fest.

Zusammenfassung.

Während man bei den Laubmoosen kein symbiontisches Zusammenleben mit Pilzen kennt, ist diese Erscheinung bei den Lebermoosen

recht häufig und auffallend. Die Mycorrhiza beschränkt sich mit mehr oder weniger großer Regelmäßigkeit auf bestimmte Arten, andere dagegen werden trotz gleicher Standortsbedingungen immer pilzfrei angetroffen. Die Hyphen dringen meist durch die Rhizoide, seltener direkt in die unterste Zellschicht ein *(Anthoceros)*. Sie besiedeln immer nur die Mittelrippe bzw. das Stämmchen bei den foliosen Formen. Vegetationspunkt und Fortpflanzungsorgane bleiben pilzfrei.

Die Mycorrhizatypen sind größtenteils ähnliche wie bei den Farnen und höheren Pflanzen. Die *phycomycetoide Form*, die sich fast ausschließlich auf die thallosen Arten beschränkt, wird in zweierlei Weise angetroffen: 1. als *thamniscophage Mycorrhiza*, die bei allen *Marchantiales* und *Anthocerotales* sowie einigen anacrogynen Übergangsformen als ausschließliche Verpilzungsform vorkommt, 2. als *thamnisco-physalidophage* Mycorrhiza, bei der außer einer Degeneration der Arbuskel eine Verdauung der Vesikel eintritt. Der Zelle fällt bei dieser letzteren Art der Verpilzung ein großer Teil an Pilzmaterial zu.

Ein Typus, bei dem das gesamte Hyphenmaterial verdaut wird, ist der *tolypophage*, der in seiner typischen Form ausschließlich auf die Gattung *Aneura* beschränkt ist. In etwas abweichender Art und Weise kommt er bei einer acrogynen Jungermanniacee, *Lophozia excisa*, vor.

Die übrigen Lophozien, soweit sie bisher untersucht sind, ordnen sich dem allgemeinen Mycorrhizatypus der acrogynen Jungermanniaceen ein. Dieser beschränkt sich in den meisten Fällen auf die Rhizoidbasis, in der die Pilzhyphen durch kettenartige Anschwellung ein dichtes pseudoparenchymatisches Geflecht bilden können. In die angrenzenden Zellen werden nur kurze oder auch längere haustorienartige Fortsätze entsandt, die im ersten Fall unverändert bleiben, im letzteren teilweise verdaut werden. Nach den unverzweigten, unseptierten Haustorien habe ich diesen Mycorrhizatypus mit dem Namen einer *haplohaustorialen Mycorrhiza* bezeichnet.

Während die Reinkultur der Moose zwar einige Geduld erfordert, aber mit Hilfe von Sporen oder Brutkörpern fast immer gelingt, macht die Isolierung der Pilze oft ziemliche Schwierigkeiten. In der Kultur des Phycomyceten, der bisher jeglichen Isolierungsversuchen widerstand, konnten gewisse Fortschritte erzielt werden. In Verbindung mit lebenden Marchantien läßt er sich außerhalb der Pflanze längere Zeit kultivieren. Auf sterilisiertem Sand konnten Synthesen erzielt werden. Es konnte durch Syntheseversuche zwischen verschiedenen Arten und Gattungen erwiesen werden, daß es sich bei den meisten thamniscophagen Lebermoosmycorrhizen um ein und denselben Pilz handelt.

Leichter als die phycomycetoiden Pilze lassen sich die Pilzsymbionten von *Aneura* kultivieren. Trotz großer Mannigfaltigkeit der Isolierung von den verschiedenen Standorten sind die meisten von ihnen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit der Imperfektengattung *Rhizoctonia* zuzuordnen. Teilweise konnten sie mit den von BURGEFF bei der tolypophagen Orchideenmycorrhiza beschriebenen Rhizoctonien identifiziert werden. Synthesen wurden in einigen Fällen in Reinkultur rekonstruiert und durch Reisolierung die Identität mit den Ausgangsmycelien festgestellt. Die verpilzten Pflanzen wachsen kräftiger als die pilzfreien.

Von den acrogynen Jungermaniaceen wurden bisher nur wenige Mycelien isoliert, die durchweg graubraune, langsamwüchsige Kulturen bildeten.

Für die Überlassung seiner Sammlungen tropischer und einheimischer Lebermoose und -kulturen, sowie für vielfache Anregungen, spreche ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. BURGEFF, an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aus. Den Herren Prof. Dr. GAMS, Dr. LORBEER, sowie Direktor Dr. MÜLLER bin ich für die Übersendung und Nachbestimmung einheimischen Pflanzenmaterials sehr zu Dank verpflichtet.

Anhang.

Nährböden.

1. Malzagar: 3% Malz, 1% Agar auf 1000 cm^3 Aqua dest.

2. Of ohne N-Zusatz (nach BURGEFF, 1936).

KH_2PO_4	0,15 g	Agar-Agar	1%
K_2HPO_4	0,35 g	Kartoffelstärke	1%
$MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$	0,25 g	Aqua dest. ad	1000 cm^3
$FeSO_4$ ex alc. praec.	0,02 g	p_H nach der Sterilisation	
$CaCl_2$ crist.	0,1 g	(2mal Dampftopf)	5,2

3. COONS Ersatz (nach BURGEFF, 1934).

K_2HPO_4	0,7 g	Asparagin	0,3 g
KH_2PO_4	0,3 g	Zucker	30,0 g
$MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$	0,25 g	Agar	15,0 g
$CaCl_2$	0,25 g	Aqua dest.	1000 cm^3
$FeSO_4$	0,01 g		

4. Marchantia-Nährboden (1937 d) (nach BURGEFF).

$MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$	0,25 g	$CaCl_2$	0,08 g
KH_2PO_4	0,5 g	Aqua dest.	1000 cm^3
$Fe_3(PO_4)_2$	0,05 g	Agar (ausgefault)	1,2%
$OS(NH_4)_{24}$	0,04 g		

Literatur.

AURET, T. B.: Observations on the reproduction and fungal endophytism of *Lunularia cruciata* (L) Dum. Trans. brit. Myc. Soc. **15** (1930). — BEAUVERIE, J.: Etude d'une hépatique à thalle habité par un champignon filamenteux. C. r. Acad. Sci. (Paris) **134** (1902). — BURGEFF, H.: Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung der Keimpflanzen. Jena: G. Fischer 1936. — Mycorrhiza in Manual of Pteridology. Hague: F. Verdoorn 1938. — Pflanzliche Avitaminose und ihre Behebung durch Vitaminzufuhr. Ber. dtsch. bot. Ges. **152** (1934). — BUTLER, E. J.: The occurences and systematic position of the vesicular arbuscular type of mycorrhizal fungi. Trans. brit. Myc. Soc. **22** (1939). — CAVERS, F.: On Saprophytism and Mycorrhiza in Hepaticae. New Phytologist **2** (1903). — CHAUDHURI, H., u. RAJARAM: Ein Fall wahrscheinlicher Symbiose eines Pilzes mit *Marchantia nepalensis*. Flora (Jena) **120** (1926). — CURTIS, JOHN T.: The relation of specificity of orchid mycorrhizal fungi to the problem of symbiosis. Amer. J. Bot. **26**, No 6 (1939). — CZAPEK, F.: Zur Chemie der Zellmembran bei den Laub- und Lebermoosen. Flora (Jena) **86** (1899). — DENIS, M.: Sur quelques thalles d'*Aneura* depourvus de chlorophylle. C. r. Acad. Sci. Paris **148** (1919). — GALLAUD: Études sur les mycorrhizes endotrophes. Rev. gén. Bot. **17** (1905). — GARJEANNE, A.: Über die Mycorrhiza einiger Lebermoose. Beih. Bot. Zbl. **15** (1903). — GOEBEL, K.: Morphologische und biologische Studien. IV. Über javanische Lebermoose. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **9** (1891). — GOLENKIN, M.: Die mycorrhizaähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora (Jena) **90** (1902). — GOTTSCHE, C. M.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über *Haplomitrium Hockeri*, mit Vergleichung anderer Lebermoose. Verh. Leopold.-Karol. Akad. **12** (1843). — Übersicht und kritische Würdigung der Leistungen in der Hepatikologie. Bot. Ztg (Suppl.) **1858**, Beil. p.p. I, 40. Schriften, Aufsätze und Notizen physiologischen Inhalts. — HERZOG, TH: Anatomie der Lebermoose. Handbuch der Pflanzenanatomie, Teil 2, Bryophyten, Bd. VII, S. 1. 1925. — JANSE, J. M.: Les endophytes radicaux de quelques plantes javannaises. Ann. Jard. bot. Buitenzorg. **14** (1897). — LIHNELL, D.: Untersuchungen über die Mycorrhiza und die Wurzelpilze von *Juniperus communis*. Symbolae Bot. Upsalienses **3**, 3 (1939). — LILIENFELD, F.: Beiträge zur Kenntnis der Art *Haplomitrium Hookeri* Nees. Bull. Acad. Sc. Cracovie. Sc. math. et nat. B **1911**. — MAGROU, J.: Essais de culture de champignons de mycorrhizes. C. r. Acad. Sci. **201** (1935). — Culture et inoculation du champignon symbiotique de l'*Arum maculatum*. C. r. Acad. Sci. Paris **203** (1936). — Nouveaux essais de culture des champignons mycorrhizes. C. r. Acad. Sci. Paris **308** (1939). — MALMBORGH, ST. v.: *Cryptothallus* n. g. Ein saprophytisches Lebermoos. Ann. Bryol. **6** (1935). — MÜLLER, K.: Die Lebermoose. RABENHORSTS Kryptogamenflora, Bd. 6, Abt. I u. II. u. Erg.-Bd. — NEMEC, B.: Über die Mycorrhiza bei *Calypogeia trichomanis*. Beih. Bot. Zbl. **16** (1904). — Die Mycorrhiza einiger Lebermoose. Ber. dtsch. bot. Ges. **17** (1899). — NICOLAS, G.: Association des bryophytes avec d'autres organismes. Manual of Bryology. Hague: Fr. Verdoorn 1932. — PEKLO, J.: Kotazce mycorrhizy n. muscinei; Rozprany, Abh. böhm. Akad. Ztg. **12**, II. Kl., Nr 58. (1903). Ref. Bot. Zbl. **1904**. — PEYRONEL, B.: Fructification de l'endophyte à arbuscules et à vésicules des mycorrhizes endotrophes. Bull. Soc. Myc. France **39** (1923). — Specie di *Endogone* produttrici di micorize endotrofiche. Boll. Staz. Patolog. veget. **5** (1924). — Prime ricerche sulle micorize endotrofiche e sulla micoflora radicicola normale delle fanerogame. Riv. Biol. **5** (1924). Ref. Bot. Zbl. **149** (1926). — Le *Endogone* quali produttrici di micorize endotrofiche nelle fanerogame alpestri. Nuovo giorn. bot. ital. **44** (1937). Ref.

Ber. Biol. **46** (1938). — PJIL, v. D.: Die Mycorrhiza von *Burmannia* und *Epirrhizanthes* und die Fortpflanzung ihrer Endophyten. Rec. Trav. bot. néerl. **31** (1934). — RAYNER, M. C.: Mycorrhiza. New Phytologist **25** (1926); **26** (1927) (Literaturverzeichnis nur im Sonderabdruck New Phytologist Reprint. 15). — RIDLER, W. F. F.: The fungus present in *Pellia epiphylla* (L) Corda. Ann. Bot. **36** (1922). — Further observations on the fungus present in *Pellia epiphylla* (L.) Corda. Ann. Bot. **36** (1922). — The Fungus present in *Lunularia cruciata*. Trans. brit. Myc. Soc. **9** (1923). — SCHACHT: Über Pilzfäden im Inneren der Zellen und Stärkemehlkörner. Mber. Leop. Acad. Wiss. [Abstract Flora (Jena) **1854**]. — TROLL, W.: Über *Hymenophytum* Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australischen Florenbereich. Flora (Jena) **125** (1931).

Dr. MARIANNE STAHL, Stuttgart-S, Wannenstr. 34.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. **Die Abbildungsvorlagen sind getrennt vom Text und die Unterschriften auf besonderem Blatt einzuliefern.** Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und sprachlich gut geschrieben sein. Überflüssige Fremdworte sind zu vermeiden. Verfassernamen sind mit großen Buchstaben zu schreiben oder gerade zu unterstreichen, lateinische Pflanzen- und Tiernamen sind gewellt zu unterstreichen. *Literaturhinweise* sind nicht durch Anmerkungen unter dem Text, sondern in diesem mit dem Namen des Verfassers, der Nummer der Arbeit im Literaturverzeichnis oder der Jahreszahl des Erscheinens und der Seitenzahl anzuführen (also z. B. MUELLER 1931, S. 608). Am Schluß der Arbeit sind die angeführten Veröffentlichungen in einem Literaturverzeichnis alphabetisch nach Verfassernamen geordnet, zusammenzustellen, wobei Zeitschriftenaufsätze mit Titel, Angabe von Band, Jahreszahl und Seite, Bücher mit Titel, Verlagsort und Jahreszahl anzuführen sind. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Ergebnisse gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Verfasser in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Anleitung zur organischen qualitativen Analyse

Von

Dr. **Hermann Staudinger**
o. ö. Professor der Chemie
Direktor des Chemischen Universitätslaboratoriums und des Forschungsinstituts für makromolekulare Chemie in Freiburg i. Br.

Fünfte Auflage

unter Mitarbeit von

Dr. **Werner Kern**
pl. a. o. Professor für organische Chemie an der Universität Mainz

XII, 162 Seiten. 1948. DMark 8.40

Anleitungen für die chemische Laboratoriumspraxis

Begründet von **E. Zintl †**, herausgegeben von **R. Brill**

Band I: **Chemische Spektralanalyse.** Eine Anleitung zur Erlernung und Ausführung von Spektralanalysen im chemischen Laboratorium. Von **Wolfgang Seith** und **Konrad Ruthardt.** Vierte, verbesserte Auflage. Mit 106 Abbildungen im Text und 1 Tafel. VIII, 173 Seiten. Erscheint etwa im August 1949. DMark 16.50

Band II: **Kolorimetrie und Spektralphotometrie.** Eine Anleitung zur Ausführung von Absorptions-, Fluoreszenz- und Trübungsmessungen an Lösungen. Von **Gustav Kortüm.** Zweite, verbesserte Auflage. Mit 97 Abbildungen im Text. VI, 236 Seiten. 1948. DMark 16.50

Band IV: **Polarographisches Praktikum.** Von Professor **J. Heyrovský.** Mit 90 Abbildungen im Text. VI, 118 Seiten. 1948. DMark 8.40

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.
Printed in Germany.